VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

Н.А. Завьялов А.В. Крылов
А.А. Бобров В.К. Иванов
Ю.Ю. Дгебуадзе

Влияние речного бобра на экосистемы малых рек



НАУКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ
ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ
И ЭВОЛЮЦИИ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

ИНСТИТУТ
БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

SEVERTSOV INSTITUTE
OF ECOLOGY
AND EVOLUTION

PAPANIN INSTITUTE
FOR BIOLOGY
OF INLAND WATERS

N.A. Zav'yalov A.V. Krylov A.A. Bobrov
V.K. Ivanov Yu.Yu. Dgebuadze

Impact of the European Beaver

on small river ecosystems



MOSCOW NAUKA 2005

Н.А. Завьялов А.В. Крылов А.А. Бобров
В.К. Иванов Ю.Ю. Дгебуадзе

Влияние речного бобра
на экосистемы малых рек



МОСКВА НАУКА 2005

УДК 59
ББК 28.693.36
З-13

Ответственный редактор
доктор биологических наук Б.Д. АБАТУРОВ

Рецензенты:
доктор биологических наук М.И. ШАТУНОВСКИЙ,
доктор биологических наук Л.М. БАСКИН

Завьялов Н.А.
Влияние речного бобра на экосистемы малых рек / Н.А. Завьялов, А.В. Крылов, А.А. Бобров и др.; [отв. ред. Б.Д. Абатуров] ; Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова ; Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. – М. Наука, 2005. – 186 с. ил. – ISBN 5-02-033472-3 (в пер.).

Коллективная монография обобщает результаты долговременных комплексных исследований водных и околоводных экосистем малых рек Дарвинского государственного заповедника, подвергшихся инвазии речного бобра (*Castor fiber*). Наблюдения охватывают период с 1987 по 2002 г. Показано, что стремительная экспансия (в основном в результате саморасселения) бобров в бассейне Волги вызвала существенные изменения экосистем малых рек. Рассмотрены вопросы распределения и особенности образа жизни бобров, влияние их кормодобывающей и строительной деятельности на прибрежные леса, флору, зоопланктон, макрозообентос и рыб малых рек.
Для экологов, зоологов, специалистов по охране природы.

Темплан 2005-I-92

ISBN 5-02-033472-3

© Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю., 2005
© ИПЭЭ РАН, ИБВВ РАН, 2005
© Редакционно-издательское оформление. Издательство "Наука", 2005

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящей работе представлены результаты многолетних комплексных исследований водных и околоводных экосистем Дарвинского государственного заповедника, в которые сравнительно недавно вселился речной бобр *Castor fiber*.

Планомерные наблюдения за распределением и образом жизни бобров Дарвинского государственного заповедника были начаты в 1987 г. и продолжались до 2002 г. Необходимой базой для проведения комплексных исследований были основательные работы Н.А. Завьялова по распространению, численности, кормодобывающей и строительной деятельности речного бобра на всей территории Дарвинского заповедника и его охранной зоны. Большая часть работ по оценке воздействия средообразующей деятельности этого вида на основные группы организмов выполнена в 1995–2001 гг. Основная часть результатов по гидробионтам получена на основе проб, взятых на одних и тех же станциях двух малых рек (Лоши и Заблудашки) Дарвинского заповедника и его охранной зоны.

Кроме того, привлекались небольшие материалы по малым рекам бассейна Верхней Волги (сборы по зоопланктону 1993–1994 гг. из Ивановской и 2000–2003 гг. из Костромской областей и по всем группам организмов в 2002 г. из Тверской области).

Главы 1, 2 и 3 коллективной монографии написаны сотрудником Государственного природного заповедника Рдейский Н.А. Завьяловым; глава 4 – А.А. Бобровым (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН – ИБВВ РАН); глава 5 – сотрудником того же института А.В. Крыловым; глава 6 – В.К. Ивановым (Дарвинский государственный заповедник); глава 7 – Ю.Ю. Дгебуадзе (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова – ИПЭЭ РАН); введение и заключение написаны Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьяловым и А.В. Крыловым. Представленные материалы неоднократно обсуждались и корректировались всеми авторами.

Авторы приносят свои искренние благодарности директору Дарвинского государственного заповедника А.А. Шалыбкову за содействие в организации работ на территории заповедника в 1995–1999 гг. Кроме того, авторы благодарят Л.Ф. Завьялову

(Государственный природный заповедник Рдейский), Ю.В. Слынько (ИБВВ РАН), М.О. Скоморохова (ИПЭЭ РАН) за помощь в сборе материала и Т.Н. Сидорову (ИПЭЭ РАН) за содействие при подготовке рукописи к печати, а также Н.Д. Немцеву (Дарвинский государственный заповедник) за определение значительной части мохообразных; И.В. Чернядьеву (Ботанический институт РАН) за уточнение определений некоторых образцов мхов; В.Г. Папченкова, Л.И. Лисицыну (ИБВВ РАН) за критический просмотр части рукописи и постоянное внимание, Н.Н. Цвелева (Ботанический институт РАН) за полезное обсуждение многих вопросов систематики сосудистых растений; Д.А. Новикова (ИБВВ РАН) за оказанную помощь при построении дендрограммы.

Данное исследование проводилось при частичной поддержке Проектов ФЦНТП Министерства промышленности, науки и технологий (с 2004 г. – Министерство образования и науки) "Оценка последствий воздействий чужеродных видов на структуру, продуктивность и биоразнообразие экосистем России" и "Биобезопасность экосистем Российской Федерации в связи с инвазиями чужеродных видов", а также проектов РФФИ № 95-04-11599, № 03-04-49147, № 03-04-48329, № 01-04-49524, № 04-04-49814, Глобального экологического фонда, Фонда содействия отечественной науке, проектов Президиума РАН "Изучение влияния чужеродных видов на биоразнообразие России, разработка методов прогноза и превентивных методов борьбы с инвазиями" и "Научные основы сохранения биоразнообразия России" и проекта INTAS № 01-168: "Landscape-creative beaver activity in Northern Europe: a review of the 50-years species-restoration" ("Деятельность бобра по созданию ландшафта в Северной Европе: обзор 50-летнего восстановления вида").

Авторы выражают особую благодарность руководству секции Общей биологии Отделения биологических наук Российской академии наук за поддержку настоящего издания.

Авторы

ВВЕДЕНИЕ

Многочисленные публикации, особенно последних лет, убедительно демонстрируют, что бобры (род *Castor*) являются ключевыми видами, существенно влияющими на процессы ландшафтного уровня как в наземной, так и в водной среде.

Воздействия бобров включают изменения в потоке энергии через границу вода–суша, изменения в гетерогенности среды вдоль русла реки и латерально. Бобры инициируют долговременные сукцессионные процессы, связанные с возникновением, старением и коллапсом бобровых прудов, существенно меняют прибрежные экосистемы.

Несмотря на то, что в России в настоящее время существует довольно большое число восстановленных и охраняемых популяций бобра и в ряде российских заповедников наблюдаются стабильное увеличение численности и расширение ареала этого вида, информация о влиянии бобров на водные и околоводные экосистемы почти отсутствует. В связи с этим исследования последствий реинтродукции бобра и связанных с ней сукцессионных процессов в аборигенных экосистемах становятся особенно актуальными.

Исследования влияния бобров на водные и околоводные экосистемы обычно проводятся отдельно по каждому из аспектов: бюджету углерода (Naiman et al., 1986), биогеохимическим циклам (Naiman et al., 1994), почвам, водному и околоводному растительным покровам (Завьялов, 1997; Завьялов, Бобров, 1997; Bobrov, Chemeris, 2001); беспозвоночным животным (Легейда, Рогозянская, 1981; Легейда и др., 1987; Крылов, 1997; Крылов, Завьялов, 1998; Hodkinson, 1975; McDowell, Naiman, 1986; Nummi, 1989), рыбам (Дгебуадзе и др., 2001; Hanson, Campbell, 1963; Schlosser, 1982; Snodgrass, Meffe, 1998; Hägglund, Sjöberg, 1999). Кроме того, большая часть информации, касающейся влияния деятельности бобров на отдельные популяции, сообщества, структуру и функции водных и околоводных экосистем, получена для канадского бобра (*Castor canadensis*) на Американском континенте (см.: Collen, Gibson, 2001). Различия в образе жизни и условиях обитания канадского и евроазиатского речного бобра (*C. fiber*) во многих случаях исключают проведение корректных

экстраполяций. В то же время исследований (особенно комплексных), выполненных для экосистем, модифицируемых европейским бобром, все еще очень мало.

В настоящее время речной бобр является одним из примеров широкомасштабной реинтродукции, успешно проведенной на территории СССР–России в XX столетии. К 1920-м годам на территории СССР сохранилось лишь несколько, мозаично расположенных популяций бобра с общей численностью около 900 экз. (Граве, 1931; цит. по: Жарков, Соколов, 1967). Особи из этих популяций стали источниками реинтродукции вида в его первоначальный ареал. После интенсивных выпусков животных в разных регионах численность речного бобра в СССР достигла к 1964 г. 40 тыс. особей (Жарков, Соколов, 1967). К 1995 г. на территории России и Белоруссии численность бобров (включая вселившегося и вселенного канадского бобра, численность которого, видимо, не превышает 10 тыс. экз.) оценивается уже в 220 тыс. (Saveljev, Safonov, 1999). В настоящее время речному бобру фактически вернули его первоначальный ареал. Следует отметить, что, несмотря на то, что с 90-х годов практически прекращено искусственное расселение речного бобра, этот вид интенсивно саморасселяется и его численность продолжает увеличиваться. Если в 1995 г. в России насчитывалось 215,5 тыс. бобров, в 1997 г. – 232,5 тыс. (Сафонов, Савельев, 2001), то в 1999 г. – уже 250–270 тыс. (Состояние ресурсов..., 2000).

Рассмотрение конкретных случаев проникновения речных бобров на территории, которые исторически входят в его естественный ареал, показало, что данное явление вряд ли можно отнести к разряду реинтродукций – восстановлению ранее исчезнувших популяций в местах их естественного обитания. Учитывая большие масштабы преобразований, произошедших в экосистемах Палеарктики в результате климатических и антропических воздействий, следует признать, что реинтродукции бобра фактически являются новыми инвазиями, и "старый" вид является чужеродным в ранее родной экосистеме (Дгебуадзе, 2000).

Все вышеизложенное послужило причиной проведения комплексных многолетних исследований водных и околоводных экосистем Дарвинского государственного заповедника (Вологодская область), которые сравнительно недавно стали интенсивно осваиваться речными бобрами.

Основными объектами исследования были экосистемы малых рек. Эти экосистемы обладают определенной спецификой, связанной с (а) наличием постоянного стока; (б) наличием связи с большими водотоками и стоячими водоемами; (в) высокой динамичностью; (г) тесной связью с ландшафтом и наземными систе-

мами; (д) исключительным биотопическим разнообразием на сравнительно небольшом пространстве; (е) высокой скоростью сукцессии; (ж) большой чувствительностью к естественным и антропическим воздействиям.

В последнее десятилетие именно малые реки стали теми объектами, на которых плодотворно разрабатывались экологические концепции экотонов, мозаичности, речного континуума, функциональных взаимодействий "снизу–вверх" и "сверху–вниз", ключевых видов.

Начиная с работ Роберта Пэйна (Paine, 1969) ключевые виды характеризуются двумя основными признаками: их присутствие является решающим в поддержании организации и разнообразия экологического сообщества, в которое они входят; кроме того, такие виды являются исключительными по своей важности по сравнению с остальными видами сообщества. Речной бобр на малых реках Дарвинского заповедника является ярким примером ключевого вида, средообразующая деятельность которого существенно меняет разнообразие, численность и биомассу основных групп гидробионтов и приводит к структурным перестройкам в пищевых сетях сообществ.

Глава 1

ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Общая площадь района исследований составляет около 150 000 га. Дарвинский заповедник расположен на части территории Ярославской и Вологодской областей, между реками Мологой и Шексной – в Молого-Шекснинской низине, примерно между 58°20′ и 59°00′ с.ш. и 37°30′ и 38°15′ в.д. Юго-восточный край низины до отметки 102 м н.у.м. затоплен Рыбинским водохранилищем. Площадь заповедника составляет 112 673 га, охранной зоны – 27 026 га (рис. 1.1).

КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Территория района исследований находится в северо-западной подобласти атлантико-континентальной лесной климатической области умеренного пояса (Алисов, 1959). Для климата района заповедника характерны прохладное лето (средняя температура самого теплого месяца +17,4 °С) и умеренно морозная зима (средняя температура самого холодного месяца –12,2 °С). Средняя продолжительность зимы 115 дней (за период 1948–1995 гг.), в среднем за зиму отмечается 21 день с оттепелями. Снежный покров устанавливается в первой декаде ноября. Средняя мощность снежного покрова в районе заповедника составляет 35 см в поле и 50 см в лесу, но может достигать 70 см в поле и 100 см в лесу. Сумма активных температур составляет 2000 °С, период активной вегетации равен 127 дням. В среднем за год выпадает 522 мм осадков. Около 77% этого количества выпадает с апреля по октябрь. В среднем за год насчитывается 200 дней с осадками, с колебаниями от 150 до 250 дней. Климатическое влияние Рыбинского водохранилища выражается в охлаждающем влиянии весной и отепляющем осенью. В прибрежной полосе на 4–5 дней сокращается вегетационный период (Вендров, Дьяков, 1976). Акватория также влияет на количество атмосферных осадков. Годовая

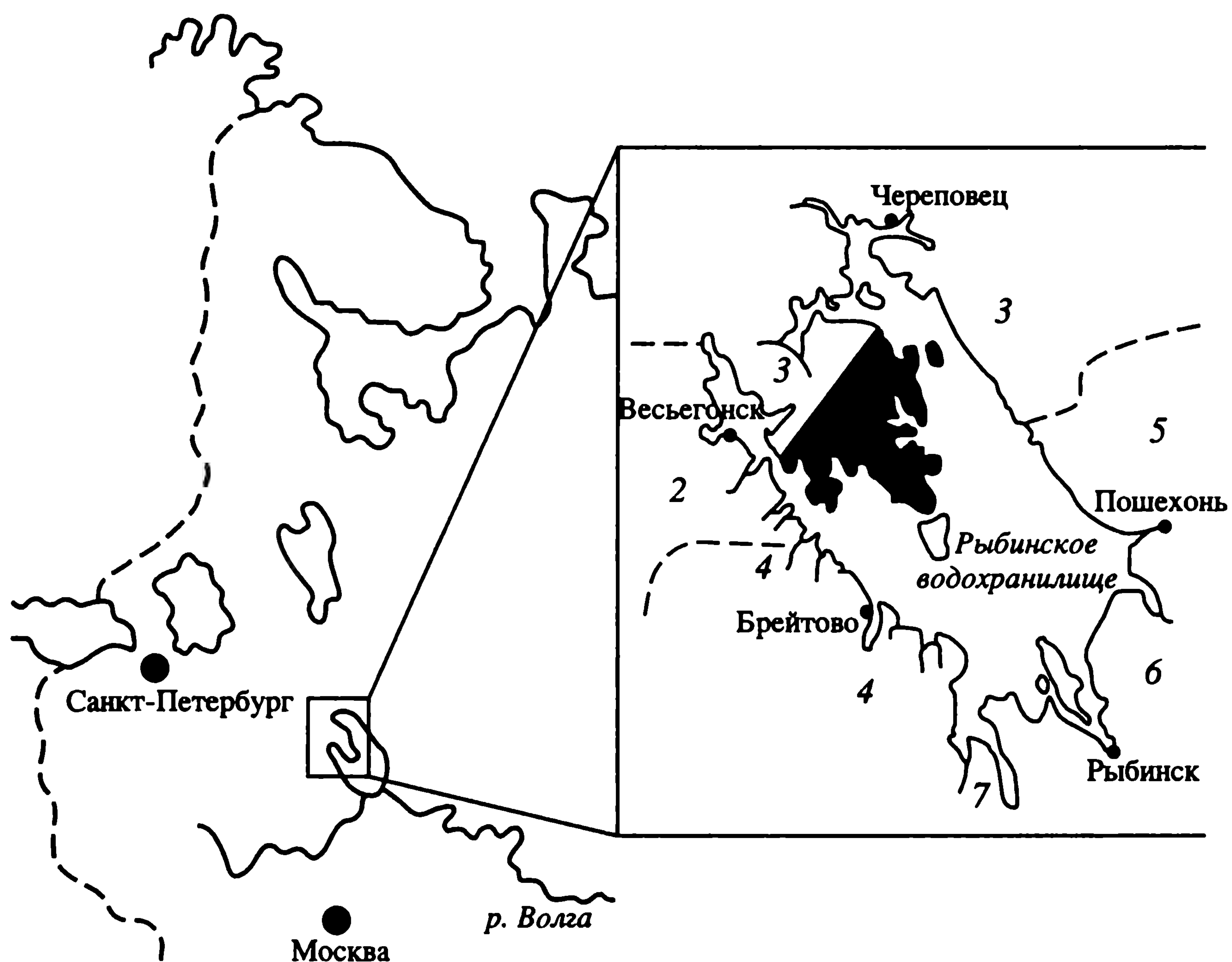


Рис. 1.1. Район исследований

1 – район наблюдений и взятия проб (Дарвинский заповедник, его охранная зона и окрестности, площадь 1500 км²); 2 – Весьегонский район Тверской области, 1974 км²; 3 – Череповецкий район Вологодской области, 7195 км²; 4 – Брейтовский район Ярославской области, 2159 км²; 5 – Пошехонский район Ярославской области, 4377 км²; 6 – Рыбинский район Ярославской области, 3248 км²; 7 – Некоузский район Ярославской области, 1954 км²

сумма осадков над водохранилищем и побережьем на 10–15% меньше, чем на удаленных территориях.

РЕЛЬЕФ

Территория района исследований представляет собой плоскую слабо рассеченную, низменную равнину. Высотные отметки в основном колеблются в пределах 102–107 м н.у.м. Разнообразие в рельеф вносят надпойменные валы реки Мологи и ее притоков, небольшие гривистые и дюнные всхолмления, мелкие плоские западины, часто овальной формы. В северо-западной части территорию заповедника пересекает Большедворская гряда с высотными отметками 114–118 м. Гривы вытянуты в северо-западном направлении и имеют длину от 0,5 до 6,0 км и среднюю высоту 2–3 м. Мелкогривистый рельеф "сформировался в то время, когда водные потоки с северо-запада блуждали по низине и, разби-

ваясь на отдельные рукава, отлагали тонкие безвалунные суглинки" (Леонтьев, 1957).

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Молого-Шекснинская низменность образовалась в четвертичный период в результате выпахивающей деятельности ледника, и все отложения на ее дне сформировались в процессе озерной, флювиогляциальной и аллювиальной аккумуляции (Докучаев, 1949). Четвертичные отложения представлены мореной, перекрытой озерно-аллювиальными отложениями, состоящими из зеленовато-серых иловатых суглинков и глин, внизу сильно гумусированных, местами сапропелистых. Сапропелистые глины перекрыты желтыми тонкозернистыми слюдистыми песками мощностью 10–15 см, с ясной горизонтальной слоистостью, но встречаются линзы и косослоистого материала (Спиридонов, Спиридонова, 1951). Основной и однородной материнской породой почв Дарвинского заповедника служат пылеватые, тонкозернистые пески. Фракция мелкого песка в них составляет 70–98%, на сумму частиц диаметром меньше 0,1 мм приходится 58% (Ремезов, 1947).

Надпойменные валы р. Мологи и ее притоков сложены более грубыми по механическому составу перевеянными песками древних материковых дюн. Он содержит больше озерного песка (13%) и совсем мало иловатых частиц (около 2%). В местах аккумуляции местного стока механический состав пород утяжеляется, возрастает доля фракций физической глины и крупной пыли.

Минералогический состав представлен в основном кварцем с небольшой примесью полевых шпатов, слюды и роговой обманки. Соответственно в валовом составе песков содержится около 90% кремнезема и лишь 2% щелочноземельных элементов (Ремезов, 1947).

Таким образом, на территории заповедника распространены слабоконтрастные по минералогическому и механическому составу почвообразующие породы, что обусловливает их слабое влияние на пространственную дифференциацию почвенного покрова.

ПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ

Согласно схеме почвенно-гидрологического районирования, Молого-Шекснинская низина входит в состав Среднерусской провинции дерново-подзолистых почв Центральной таежной лесной области (Афанасьева и др., 1979). Разнообразие почвенного покрова заповедника обусловлено влиянием рельефа, гидрологиче-

ских условий и антропическим воздействием. Основное направление почвообразования идет по подзолистому типу. Варьирование механического состава и условий увлажнения почв приводит либо к ослаблению подзолообразования, либо к его усилению. Избыточное увлажнение при отсутствии стока влечет за собой смену подзолообразования на торфообразование. Главнейшей особенностью почв района исследований является повсеместное оглеение нижних горизонтов. На территории заповедника выделено 48 разновидностей почв, объединенных в 6 почвенных групп: подзолистые почвы, дерново-подзолистые почвы, вторично-дерново-подзолистые почвы, торфянистые, торфяно-подзолистые почвы, торфяники.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Район Молого-Шекснинской низины по ботанико-географическому районированию европейской части страны относится к Валдайско-Онежской подпровинции Североевропейской таежной провинции Евроазиатской таежной (хвойно-лесной) области (Растительность европейской части СССР, 1980). В настоящее время на территории заповедника выявлено 589 видов сосудистых растений, 148 мохообразных, 66 лишайников и 124 вида грибов (Летопись природы 1995).

Около 30% территории суши заповедника составляют нелесные земли, из которых на долю открытых болот приходится более 27%. Болота заповедника относятся к Восточноевропейской провинции Зоны верховых сосново-сфагновых и низинных травяных болот (Боч, Мазинг, 1979). Преобладают верховые сфагновые болота, по краям которых и в межгривных понижениях встречаются участки переходных болот. Низинных болот в заповеднике мало. Они находятся либо на окраине болотных массивов, либо в верховьях рек и ручьев.

Леса в заповеднике приурочены к берегам рек, вершинам древних дюн и песчаным гривам, поднимающимся среди болот. Преобладают сосновые леса (73,5%), ельников значительно меньше (5,2%), на долю березовых лесов приходится 19,6%, осинников – 1,3%, черноольшаников – 0,4%. Леса заповедника характеризуются низким средним бонитетом – IV, 2. Сосняки V–Vб бонитетов составляют 56,9% площади всех сосновых лесов. Невысок средний бонитет (III,0) березовых и черноольховых насаждений, и только в ельниках, занимающих повышенные места с хорошо дренированными почвами, он выше – II,2. Крайне неравномерна и возрастная структура насаждений заповедника: более

60% хвойных насаждений относится к IV и V классам возраста, более 70% березняков – V–VIII классам возраста. В осинниках 90% насаждений в возрасте от 80 до 110 лет. На территории заповедника выделено 45 типов леса, которые были систематизированы в 7 групп типов леса (Леонтьев, 1949). В целом по всем породам леса сфагновой группы составляют 67%. Вместе с долгомошной и топяной группами типов леса насаждения на избыточно увлажненных почвах составляют около 70% покрытой лесом площади заповедника. Высокая степень заболоченности низины обусловлена равнинным рельефом, близостью водоупорного горизонта, слабо развитой речной сетью, преобладанием количества выпавших осадков над их испарением (Владыченский, 1968), а также интенсивным антропическим воздействием. "Везде и всюду, на каждом шагу на междуречье виднелись следы пожаров и только очень редко встречались отдельные участки леса, уцелевшие в течение 80–100 лет от пожара. Леса горели ежегодно, но крупные пожары случались периодически через 10–15 лет и охватывали большие площади. В результате такого интенсивного влияния человека на естественную растительность сильно уменьшилась площадь лесов междуречья, на значительной площади произошла смена одних древесных пород другими и усилилось заболачивание" (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). О былой интенсивной эксплуатации лесов красноречиво свидетельствует и наличие только на территории заповедника более 2000 угольных ям, оставшихся от промысла древесного угля в XVI–XVIII в.

Площадь лугов в заповеднике невелика и постоянно сокращается. Так, площадь сенокосов по материалам лесоустройства сократилась с 1956 по 1990 г. в 4 раза (с 1584 до 427 га).

Более 20000 га территории заповедника занимает зона временного затопления – периодически затапливаемая и осушаемая прибрежная полоса. Ее ширина от нескольких метров до 3–5 км и длина – десятки км. А.М. Леонтьев с соавторами (1957) выделил местообитания растений зоны затопления: мелководья открытых берегов с песчаным подвижным грунтом и постоянным волнобоем почти лишенные растительности; мелководья проливов и заливов, защищенные от волнобоя. Последние наиболее богаты зарослями водных и прибрежных растений. Значительные их площади занимают крупноосочники (*Carex aquatilis, C. acuta* и *C. vesicaria*), заросли злаков (*Agrostis* sp., *Alopecurus* sp., *Glyceria* sp. и др.), на наиболее обводненных участках заросли ситняга болотного (*Eleocharis palustris*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*), ежеголовников (*Sparganium* sp.), рдестов (*Potamogeton* sp.).

Ранее выделяемые затопленные леса (Леонтьев и др., 1957) к настоящему времени не сохранились, однако по отдельным повышенным участкам и мелким островам идет образование молодых лесов из березы, черной ольхи, осины. 70% этих лесов заболочены. Значительную площадь зоны затопления занимают заросли ивняков (*Salix phylicifolia, S. myrsinifolia, S. cinerea, S. pentandra* и др.).

Завершая характеристику растительности Дарвинского заповедника, нельзя не сказать и об островах затопленных торфяников. Эти острова образовались в результате всплывания затопленных водохранилищем верховых болот. Растительность этих островов довольно разнообразна: встречаются участки с типичными растениями верховых болот, заросли осок, тростника, рогоза, молодые березовые леса, густые заросли ивняков, "окна" открытой воды с пузырчаткой, урутью, рдестами, участки сплавин с растениями низинных болот. Часть островов то поднимается, то опускается вместе с колебаниями уровня водохранилища, другие заякорились корнями растений и подвергаются периодическому затоплению.

ЖИВОТНЫЙ МИР

Район Рыбинского водохранилища находится в бореальной подобласти Палеарктики, на стыке Европейско-Сибирской таежной и Европейской лесной провинций (Физико-географический атлас мира, 1954, цит. по: Калецкая и др., 1988). В состав фауны Дарвинского заповедника, как и всей Вологодской области (Савинов, Воропанова, 1957), входит ряд типично таежных видов: лось (*Alces alces*), глухарь (*Tetrao urogallus*), рябчик (*Tetrastes bonasia*), мохноногий сыч (*Aegolius funereus*), ястребиная сова (*Surnia ulula*), бородатая неясыть (*Strix nebulosa*), дятлы – трехпалый (*Picoides tridactylus*) и черный (*Drycopus martius*), щур (*Pinicola enucleator*), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), свиристель (*Bombycilla garullus*), кукша (*Perisoreus infautus*), кедровка (*Nucifraga caryocatactes*) и т.д. Другим важным фаунистическим элементом являются животные, широко распространенные по всей лесной зоне Евразии: белка (*Sciurus vulgaris*), рысь (*Lynx lynx*), бурый медведь (*Ursus arctos*), живородящая ящерица (*Lacerta vivipara*), обыкновенная гадюка (*Vipera berus*). Третью фаунистическую группу составляют животные, широко распространенные и за пределами лесной зоны: лисица (*Vulpes vulpes*), горностай (*Mustela erminea*), ласка (*Mustela nivalis*). Четвертую фаунистическую группу представляют животные, проникшие из зоны смешанных и широколиственных лесов: кабан (*Sus scrofa*), лесная куница (*Martes martes*), черный хорь (*Mustela putorius*),

Количество видов млекопитающих, обитающих на территории Дарвинского заповедника в 1995 г.
(по: Летопись природы Дарвинского заповедника 1995 г., автор материалов М.Л. Калецкая)

Отряд	Число видов, достоверно отмеченных в заповеднике
Насекомоядные – Insectivora	7
Рукокрылые – Chiroptera	4
Грызуны – Rodentia	16
Зайцеобразные – Lagomorpha	2
Хищные – Carnivora	12
Парнокопытные – Artiodactyla	3
Всего млекопитающих	44

норка (*Mustela lutreola*), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*), вяхирь (*Columba palumbus*), зяблик (*Fringilla coelebs*), веретеница (*Anguis fragilis*) и др.

Млекопитающие на территории Дарвинского заповедника представлены 44 видами (см. таблицу).

Крупные хищники – враги бобра представлены тремя видами: бурый медведь (*Ursus arctos*), волк (*Canis lupus*), рысь (*Lynx lynx*). Численность бурого медведя на территории заповедника составляла в среднем 60 зверей (Калецкая, Тупицына, 1988), однако с 1989 г. происходило постепенное снижение численности до 28 особей в 1995 г. (Летопись природы 1995 г.). Зимой на территории заповедника и его охранной зоны держалось до 20–25 особей волка (Калецкая, Тупицына, 1988), однако с начала 1990-х годов численность не превышала 6–12 зверей и определялась в основном интенсивным истреблением волков на смежных с заповедником территориях (Летопись природы 1995 г.). Рысь малочисленна, ежегодно в заповеднике держится 7–8 зверей (Калецкая, Тупицына, 1988).

Птицы представлены 234 видами 17 отрядов, пресмыкающиеся – 5 видами, земноводные – 7. В ихтиофауне отмечено 36 видов 6 отрядов (Летопись природы 1995 г.).

ВОДОЕМЫ

Самый крупный водоем района исследований – Рыбинское водохранилище. Поэтому важнейшим экологическим фактором является уровенный режим водохранилища. Наблюдаются как сезонные, так и многолетние колебания уровня. Многолетние

колебания уровня связаны с 11–13-летними циклами чередования много- и маловодных периодов. Сезонные колебания уровня связаны с особенностями эксплуатации водохранилища. Общая картина годовой динамики уровня водохранилища такова: наименьший уровень наблюдается в феврале–марте, в апреле–мае уровень значительно повышается. В конце мая–июне наполнение водохранилища максимально (продолжительность периода высокой воды определяется условиями года), после чего уровень начинает постепенно падать. В августе–сентябре падение уровня ускоряется и продолжается до ледостава. Но и после ледостава уровень в течение всей зимы снижается до минимального. Ежегодный размах колебаний уровня водохранилища достигает 5 м.

Помимо водохранилища на Молого-Шекснинском полуострове есть реки, озера, пруды и каналы. Водоемы, называемые в районе Дарвинского заповедника "реками", состоят из участков верхнего течения длиной от 3 до 18 км (выше НПГ водохранилища), плавно переходящих в длинные извилистые заливы, образовавшиеся на месте речных пойм, затопленных водохранилищем.

Среди болот разбросано более 20 озер. Наиболее крупные озера: Искрецкое, Мороцкое, Хотавецкое.

Водоемы антропического происхождения – пруды и каналы – довольно многочисленны. На обширной территории междуречья еще в XVIII в. были проведены мелиоративные работы: многочисленные каналы осушали сенокосы, пастбища, леса, соединяли озера, дренировали болота. Со временем каналы затянуло мхом, они во многом утратили свое значение, но остатки некогда разветвленной дренажной сети до сих пор можно встретить во многих местах заповедника. В сельхозугодьях охранной зоны мелиоративные каналы периодически прочищаются и поддерживаются в рабочем состоянии. Пруды есть возле любого населенного пункта, иногда даже несколько (3–4), однако их размеры не более 0,1–0,5 га.

ВЫВОДЫ

Как видно из изложенного выше, заселение и жизнедеятельность популяции бобров проходят в следующих специфических условиях Дарвинского заповедника.

1. Территория с умеренно прохладным климатом и преобладанием количества выпавших осадков над их испарением.

2. Плоская песчаная равнина ледникового происхождения, с высокой степенью заболоченности, повсеместным оглеением почв, близким к поверхности уровнем почвенно-грунтовых вод.

3. Высокая степень антропической трансформации: до заповедания – многочисленные рубки, пожары и мелиоративные работы, с момента организации заповедника и по настоящее время влияние огромного искусственного водоема – Рыбинского водохранилища.

4. Начавшийся после организации заповедника сложный процесс "отаеживания", т.е. постепенной смены преобразованного человеком лесного покрова на коренные лесные сообщества.

5. Снижение численности крупных хищников в последнее десятилетие.

Глава 2

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ БОБРОВ В ДАРВИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований площадью около 150 000 га включал территорию Дарвинского заповедника, его охранной зоны, верховьев р. Искры и озера Искрецкого.

При проведении учетов бобра применялись разные методы, но основным был эколого-статистический (Дьяков, 1975). Общая численность бобров определялась умножением среднего количества бобров в поселении (*К*) на количество жилых поселений (Дьяков, 1975). Для точного определения границ бобровых поселений дополнительно проводился весенний учет количества поселений (Кудряшов, 1975), в наиболее труднодоступных поселениях учет ограничивался промером отпечатков лап и ширины следов резцов на подгрызах. Аналогичным методом в сходных условиях Калининской (Тверской) области ранее пользовался В.А. Соловьев (1971). В 1997 г. учет бобров не проводился. В 1998–2001 гг. для получения пересчетного коэффициента (К) определялась доля поселений с сеголетками. Затем, по табл. 5 (Методические указания..., 1986) определялся пересчетный коэффициент.

В 1987–2002 гг. учеты бобров на территории Дарвинского заповедника, его охранной зоны и на сопредельных территориях проводились одним из авторов (Н.А. Завьяловым). Общая схема ежегодных учетов такова: 10–15 дней в марте–апреле – подсчет количества поселений и определение границ поселений на наиболее плотно заселенных участках; конец сентября–начало декабря – основной учет: подсчет количества поселений на всей территории с определением пересчетного коэффициента.

Размещение бобровых поселений и численность бобров за период 1976–1987 гг. приведены по материалам "Летописи природы" Дарвинского заповедника (авторы материалов – сотрудники заповедника М.Л. Калецкая и Л.Ф. Завьялова). Обработано 405 карточек разовых наблюдений за бобрами зоологической картотеки Дарвинского заповедника за 1976–1996 гг.

Площадь прудов определяли как сумму площадей таксационных выделов (или их частей), затопленных водами пруда, для чего их контуры наносили на план лесонасаждений (Балодис, 1990).

Для оценки достоверности отличий использовался непараметрический критерий Уилкоксона (W).

ИСТОРИЯ ЗАСЕЛЕНИЯ ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА БОБРАМИ И ДИНАМИКА ИХ ЧИСЛЕННОСТИ

Речной бобр (*Castor fiber*), исчезнувший в Молого-Шекснинском междуречье в XVIII в. (Щеголев, 1925), вновь заселил эти места лишь в начале 1970-х годов. Заселение заповедника шло одновременно с севера (Вологодская обл.) и юга (Тверская обл.). Необходимо отметить, что никаких биотехнических мероприятий (расселения, отлова, подкормки) в заповеднике не проводилось. Сопредельные с заповедником территории были заселены бобрами достаточно быстро. Н.А. Евлампиева с соавторами (1979) отмечала быстрый рост численности бобра в Калининской (Тверской) области и возможность его отлова на шкурку. В Ярославской области, по сведениям Госохотинспекции, промысел бобра начался с 1970 г., в Вологодской – с 1969 г. В смежном с Дарвинским заповедником Череповецком районе уже к 1976 г. насчитывалось 47 бобров, а с 1980 г. начался их промысел (Нифанов, 1980).

На территории заповедника первые погрызы расселяющихся бобров были отмечены в августе 1976 г. на Мшичинском заливе (рис. 2.1). Через год погрызы бобров появились на берегу оз. Язинского. Озеро расположено в глубине Бор-Тимонинского залива, который при высоком уровне водохранилища представляет собой единое водное зеркало. С понижением уровня водохранилища вода в заливе остается лишь в озерах, канавах и речке. Бобры здесь прижились, и в 1980 г. в поселении уже были сеголетки. В этом же году появились бобры и в северной части заповедника, возле кордона Заельник. В 1981 г. их обнаружили на реках Ветке, Лоше, Искре, в 1985 г. – на реках Заблудашке и Поморье и плавающем торфяном острове в районе Бор-Тимонино.

В следующем, 1986, году бобры появились на побережье водохранилища, возле п. Борок. Весной и летом 1987 г. уровень водохранилища был очень высоким, что способствовало активному расселению бобров. Они заселили реки Чимсору и Хмелевку, ручьи Вязлый и Ветку. Появились первые поселения на мелиоративных каналах. В 1989 г. к заповеднику отошла часть земель Череповецкого лесхоза с р. Самосоркой, на которых

Рис. 2.1. Размещение бобровых поселений за период 1980–2002 гг.
1 – поселения бобров; 2 – охранная зона заповедника; 3 – граница заповедника; 4 – р. Самосорка; 5 – кордон Заельник; 6 – р. Искра; 7 – р. Аньговка; 8 – р. Чимсора; 9 – р. Хмелевка; 10 – р. Островская; 11 – р. Ятвина; 12 – р. Шуйга; 13 – р. Заблудашка; 14 – руч. Кирюхин; 15 – р. Ветка; 16 – Изможевский залив; 17 – оз. Язинское; 18 – оз. Мелковское; 19 – оз. Изможевское; 20 – оз. Хотавецкое; 21 – Мшичинский залив; 22 – Бор-Тимонинские торфяники; 23 – р. Лоша. Масштаб: в 1 см – 3 км

уже было 2 поселения. В 1991 г. бобров обнаружили на р. Шуйге. Затем в 1992–1994 гг. бобры расселялись в основном по мелководьям водохранилища, в зоне временного затопления. С 1994 по 1996 г. численность бобров была относительно стабильной: ежегодно регистрировалось 45–50 поселений, в которых насчитывалось около 200 особей (табл. 2.1). Казалось бы, **достигнута максимальная емкость угодий, и можно было бы**

Таблица 2.1

Динамика численности бобров в районе исследований

Год	Число жилых поселений на конец года	Число бобров	Среднее число бобров в одном поселении (K)	Доля поселений с сеголетками, %
1980	2	–	–	–
1981	2	–	–	–
1982	2	–	–	–
1983	2	–	–	–
1984	2	–	–	–
1985	4	–	–	–
1986	7	15	–	–
1987	12	20	–	–
1988	13	30	–	–
1989	19	50	–	–
1990	20	75	3,8	71
1991	27	96	3,8	65
1992	29	148	5,1	78
1993	38	150	3,9	60
1994	49	203	4,1	81
1995	50	194	3,9	65
1996	45	202	4,5	80
1998	70	245	3,5	53
1999	83	290	3,5	50
2000	90	270	3,0	46
2001	91	273	3,0	36

Примечание. Прочерк – отсутствие сведений.

ожидать начала спада численности, однако в последующие (1998–2001) годы рост численности продолжился. Увеличение количества поселений происходило прежде всего за счет заселения бобрами зоны затопления Рыбинского водохранилища, мелиоративных каналов, прудов и разделения некоторых крупных поселений на малых реках. Таким образом, к концу 2001 г. в районе исследований насчитывалось 91 жилое поселение и 273 бобра (табл. 2.1, рис. 2.1).

Среднее количество бобров в одном поселении (K) было наибольшим (5,1) в 1992 г., когда на малых реках существовали крупные семьи. После 1996 г., одновременно с увеличением количества поселений, наблюдалось и постепенное сокращение величины K с 4,5 до 3,0 в 2000–2001 гг. (см. табл. 2.1).

С 1990 по 1996 г. сеголетки ежегодно регистрировались в 65–81% поселений. После 1998 г. процент поселений с сеголетками сокращался и достиг минимума (36%) в 2001 г. (см. табл. 2.1).

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ ПО БИОТОПАМ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ НЕПРЕРЫВНОГО СУЩЕСТВОВАНИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ

В районе исследований выделяется несколько типов водоемов, в разной степени заселенных бобрами (табл. 2.2). Основное количество поселений отмечено на малых реках и ручьях, в зоне временного затопления и на мелиоративных каналах, на всех остальных водоемах – только единичные поселения.

В размещении бобровых поселений на Молого-Шекснинском полуострове довольно четко просматривается стремление зверей уйти от влияния гидрологического режима водохранилища (табл. 2.3).

Доля поселений, существующих до 4 лет, составляет 62,4% общего числа случаев (табл. 2.4). Это близко к данным Ю.В. Дьякова (1975) по бассейну р. Хопер, где за период с 1937 по 1966 г. поселения до 4 лет составляли 56,11–62,70% (Дьяков, 1975).

Таблица 2.2

Распределение бобровых поселений по водоемам разной категории (1980–2002 гг.)

Тип водоема	Число поселений*	Тип водоема	Число поселений*
Малые реки и ручьи	58 (38,6)	Озера	7 (4,7)
Зона затопления	48 (32,0)	Пруды	4 (2,7)
Мелиоративные каналы	26 (17,3)	Всего	150 (100)
Болота	7 (4,7)		

* В скобках – % общего числа поселений.

Таблица 2.3

Размещение бобровых поселений в зависимости от гидрологического режима водохранилища

Гидрологический режим водохранилища определяет уровень воды в бобровых поселениях	Число поселений*	Гидрологический режим водохранилища определяет уровень воды в бобровых поселениях	Число поселений*
Всегда	48 (32,0)	Не влияет	73 (48,7)
Только при максимальном наполнении	29 (19,3)	Всего	150 (100)

* В скобках – % общего числа поселений.

Таблица 2.4

Продолжительность существования бобровых поселений в районе исследований (только случаи, не вызывающие сомнений)

Время существования поселения (число лет)	Число случаев по водоемам разных типов				По всем водоемам
	Малые реки	Мелиоративные каналы	Зона затопления	Пруды, озера, болота	
1	1	2	4		7
2	9	12	21	1	43
3	4	4	6	1	15
4	6	1	6		13
5	4	1	5	1	11
6	3	2	3		8
7	2		2	1	5
8	3		1	1	5
9	5				5
10	2				2
11	1				1
12	3	1			4
13	2				2
14		1			1
15	2				2
16	1				1
Итого	48	24	48	5	125

Если рассмотреть продолжительность существования бобровых поселений по различным водоемам, то на малых реках доля поселений до 4 лет составляет 41,7, на мелиоративных каналах – 50, в зоне затопления – 77,1% (см. табл. 2.4). Средняя продолжительность обитания бобров на малых реках (6,56 ± 0,60 лет) достоверно больше (W, $p < 0{,}001$), чем на мелиоративных каналах (3,54 ± 0,66 года) и в зоне затопления (3,19 ± 0,25 года). Наблюдается обратная картина, если сравнивать продолжительность периода отсутствия бобров на ранее заселенных участках. Этот период наибольший на мелиоративных каналах 4,64 ± 0,82 года, на малых реках 3,29 ± 0,49 года и наименьший в зоне затопления – 2,71 ± 0,28 года.

Таким образом, стабильное бобровое население отмечается на малых реках и ручьях: 58,3% поселений существуют там 5–16 лет, но повторное заселение быстрее всего происходит в зоне затопления.

ХАРАКТЕРИСТИКА БИОТОПОВ И РАЗМЕРЫ ЗАНИМАЕМЫХ БОБРАМИ УЧАСТКОВ

Малые реки и ручьи. Эти биотопы на исследованной территории обладают специфическими особенностями. После наполнения Рыбинского водохранилища от рек остались незатопленными лишь участки верхнего течения длиной от 3 до 18 км, плавно переходящие в длинные извилистые заливы, образовавшиеся на месте речных пойм, затопленных водохранилищем. Все реки и ручьи в разной степени канализованы: в XVIII–XIX вв. проводились работы по углублению и спрямлению русел. Практически на всех реках и ручьях пойменные леса были вырублены, а расчищенные участки использовались под сенокосы. После создания водохранилища сенокосы были заброшены и начали зарастать ивняком, березняком, ольшаником. Течение в речках и ручьях очень медленное, берега в основном пологие, болотистые и достаточно часто русло плавно переходит в пойму с высокими осоковыми кочками, стоящими в воде. Но встречаются и сухие, очень редко обрывистые берега. Хорошо развита водная и водно-болотная растительность. Все реки и ручьи имеют питание атмосферными осадками, и при отсутствии дождей вода в них сохраняется только в ямах на наиболее глубоких участках, а водные растения продолжают вегетацию лежа на поверхности торфянистой почвы, обильно насыщенной влагой. На надпойменной террасе растут в основном хвойные леса с примесью осины и березы. Русла речек сильно меандрируют. Бобровые поселения занимают в среднем 1300 ± 69 м протяженности русла (400 ÷ 3000 м, $n = 92$) и имеют 4–5 (максимум 19) плотин на одно поселение.

Зона временного затопления Рыбинского водохранилища. Ее ширина составляет от нескольких десятков метров до 3 км. Глубина и площадь зоны затопления определяются уровнем водохранилища, ежегодные колебания которого составляют от 2 до 5 м.

Большая часть зоны затопления представляет собой мелководья с выровненным волнобоем песчаным или торфянистым дном, которые к осени могут и вообще обсохнуть. Однако в защищенных от волнобоя заливах под водой сохраняются озерные котловины, русла рек и ручьев. Именно в таких местах и селились бобры. При высоком уровне водохранилища бобрам легко доступны обширные заросли ивняков и прибрежно-водной растительности, они имеют возможность укрыться на коренном берегу и на многочисленных поросших лесом островках.

При снижении уровня резко понижается доступность кормов и изменяется характер растительности по берегам. В табл. 2.5

Таблица 2.5

Краткая характеристика растительности береговой полосы поселения № 6.28 "Изможево"

Тип растительности	Высокая вода	Малая вода
Сосняк	21 (0,7)	21 (0,5)
Березняк	1189 (41,6)	–
Черноольшаник	75 (2,6)	25 (0,6)
Заросли ивы	–	29 (0,6)
Заросли тростника	462 (16,2)	202 (4,4)
Заросли канареечника	311 (11)	55 (1,2)
Заросли осоки	726 (25,4)	–
Зарастающий луг	71 (2,5)	42 (0,9)
Оторфованный песок с земноводными растениями	–	1529 (33,4)
Голые торфяные или песчаные берега	–	2675 (58,4)
Итого	2855 (100)	4578 (100)

Примечание. В скобках – % общей длины береговой линии.

приведена краткая характеристика прибрежной растительности при разном уровне водохранилища в поселении № 6.28 “Изможево”. В этом поселении при высоком уровне воды 83,2% побережья занято зарослями осоки, тростника и березовым лесом. При низком уровне общая протяженность береговой линии (за счет выхода из под воды ранее затопленных русел) увеличивается в 1,6 раза (см. табл. 2.5). В такой ситуации 92% побережья занято голыми торфяными или песчаными отмелями и оторфованным песком, к середине осени покрывающимися земноводными растениями (полевицей побегообразующей, рдестом злаковым, горцем земноводным, ситнягом болотным, жерушником земноводным, частухой, омежником и др. (см. табл. 2.5).

Размеры поселений в зоне затопления непостоянны, зависят от уровня водохранилища и могут занимать от 50 до 3000 м протяженности побережья.

Мелиоративные каналы. Здесь бобровых поселений относительно немного (17,3%), хотя каналы многочисленны как на территории заповедника, так и на всем Молого-Шекснинском междуречье. На обширной территории междуречья еще в XVIII в. были проведены мелиоративные работы: каналами осушали сенокосы, пастбища, леса, соединяли между собой озера, дренировали болота. Со временем каналы затянуло мхом, они во многом утратили свое значение, но остатки некогда разветвленной дренажной сети до сих пор часто встречаются на территории заповедника. В сельхозугодьях охранной зоны мелиоративные кана-

лы периодически прочищались и поддерживались в рабочем состоянии. Все каналы можно условно разделить на две группы: старые, вырытые 50 и более лет назад, и созданные относительно недавно – в конце 1970-х – начале 1980-х годов. Одно поселение на мелиоративных каналах в среднем занимает 889 ± 93 м (400 ÷ 1500 м, $n = 14$) канала. В нем встречается от 2 до 4 плотин. Длина 75% плотин на мелиоративных каналах не более 6,2 м, а длина самой большой – 30 м.

Озера. Среди болот заповедника разбросано более 20 озер. Самые крупные из них: Искрецкое – 800 га, Мороцкое – 646 га, Хотавецкое – 106 га, остальные относительно небольшие, от 2,1 до 30,0 га. Озера заселены бобрами слабо: поселения существуют на озерах Хотавецком, Мороцком, Искрецком, Васюковском. Все остальные не пригодны для обитания бобров, так как расположены на верховых болотах и окружены чистыми сосняками. На озерах бобры занимают 200–800 м побережья, живут в хатках и кормятся ивами и молодыми березами.

Пруды. Эти биотопы есть возле любого населенного пункта, иногда даже по 3–4, но их размеры небольшие – не более 0,1–0,5 га. Заселение бобрами прудов возле деревень отмечено только в последние годы. Это вызвано увеличивающейся плотностью населения бобров и засухами последних лет, что вынуждает животных занимать любые минимально пригодные водоемы. Живут бобры в норах, которые устраивают в валах грунта, вынутого при выкапывании пруда, кормятся ивами, березами, осиной.

Болота. На территории Дарвинского заповедника известны 7 (4,7%) болотных поселений. Их особенностью является обилие кормов (ивы и березы) и отсутствие открытой воды. Бобры живут в хатках и создают разветвленную сеть каналов. К болотным поселениям относились 2 поселения в предгривных понижениях (кв. 154 и 187) и 5 поселений на плавающих торфяных островах Рыбинского водохранилища. На территории заповедника такой самый большой остров, площадью 294 га, вне заповедной территории – 72 км^2 (12 6 км). Отдельные острова закрепились корнями деревьев, сели на грунт и не успевают всплывать после резкого повышения уровня воды в водохранилище. По нашим наблюдениям, бобры, обитавшие на островах, страдали как от высокого, так и от низкого уровня водохранилища. В одном из таких поселений весной 1996 г. все вылазы и тропы были засыпаны толстым слоем торфяной пыли, которую бобры выносили на шкурах, а вдоль троп отмечалось большое количество бобровых экскрементов. Все это ясно указывало, что плававший в момент ледостава торфяник затем осел на грунт и бобры полностью лишились доступа к воде.

Размеры бобровых поселений на болотах от 0,02 до 6 га.

ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ БОБРОВ В МАЛЫХ РЕКАХ И РУЧЬЯХ

Для бобров, заселяющих малые реки и ручьи, характерно, во-первых, продолжительное (5–16 лет) существование поселений, отмечаемое в 58,3% случаев (см. табл. 2.4). Во-вторых, бобры занимают довольно большие участки и регулярно переносят места заготовки кормов и зимовки (центр активности поселения) в пределах своего поселения. И.А. Шилов (1952) называл такие перемещения бобров “местными перемещениями”. В-третьих, на малых реках и ручьях строительная деятельность бобров интенсивна и разнообразна, ее последствия имеют кумулятивный характер, что приводит к сукцессионным изменениям растительности и почв[1].

Хорошей иллюстрацией местных перемещений бобров служат наблюдения за поселением № 5.1 на р. Заблудашке. Бобры заселили эту реку в 1985 г. С 1985 по 1988 г. они обитали на слиянии ручьев в нижней части поселения № 5.1 (рис. 2.2), где выстроили 2 хатки: большую и маленькую, расположенные примерно в 300 м одна от другой. Главным кормом бобров в этом месте были ивняки. После 1988 г. бобры переместились вверх по реке, где возле угольной ямы начали строительство хатки, а русло реки перекрыли двумя плотинами. Основным кормом на новом месте были осины и молодые березы. В хатке возле угольной ямы они обитали до 1991 г. За это время старые плотины увеличились до 124 и 72 м (пруды площадью 2,9 и 1,0 га) и были выстроены две новые плотины по 10 и 8 м. В 1992–1993 гг. бобры сместили центр своей активности вверх по реке. Они поднялись к самым истокам реки. Самую верхнюю плотину длиной 8 м они надстроили до 82 м, образовался пруд 1,3 га. Бобры построили новую хатку, в которой зимовали 2 зимы. Основным кормом по-прежнему была осина, которую бобры интенсивно подгрызали на правом берегу нового пруда. Но к 1994 г. наиболее доступные осины были уже использованы (бобрам активно “помогали” лоси). В 1994–1995 гг. бобры вновь зимовали в хатке возле угольной ямы, добирая оставшиеся по берегам осины и березы. В 1996–1998 гг. они сместили центр активности вниз, к большой плотине, где и выстроили новую хатку на левом берегу. Бобры активно ремонтировали старую плотину и начали строить ее новое “крыло” с правого берега. За 2 года эта новая часть плотины достигла длины более 200 м. Вся речная пойма была перегорожена бобровыми плотинами, в русле ниже плотин воды вообще не осталось – теперь она бежала по расчищенным бобрами

---

[1] Рассмотрены отдельно в гл. 3.

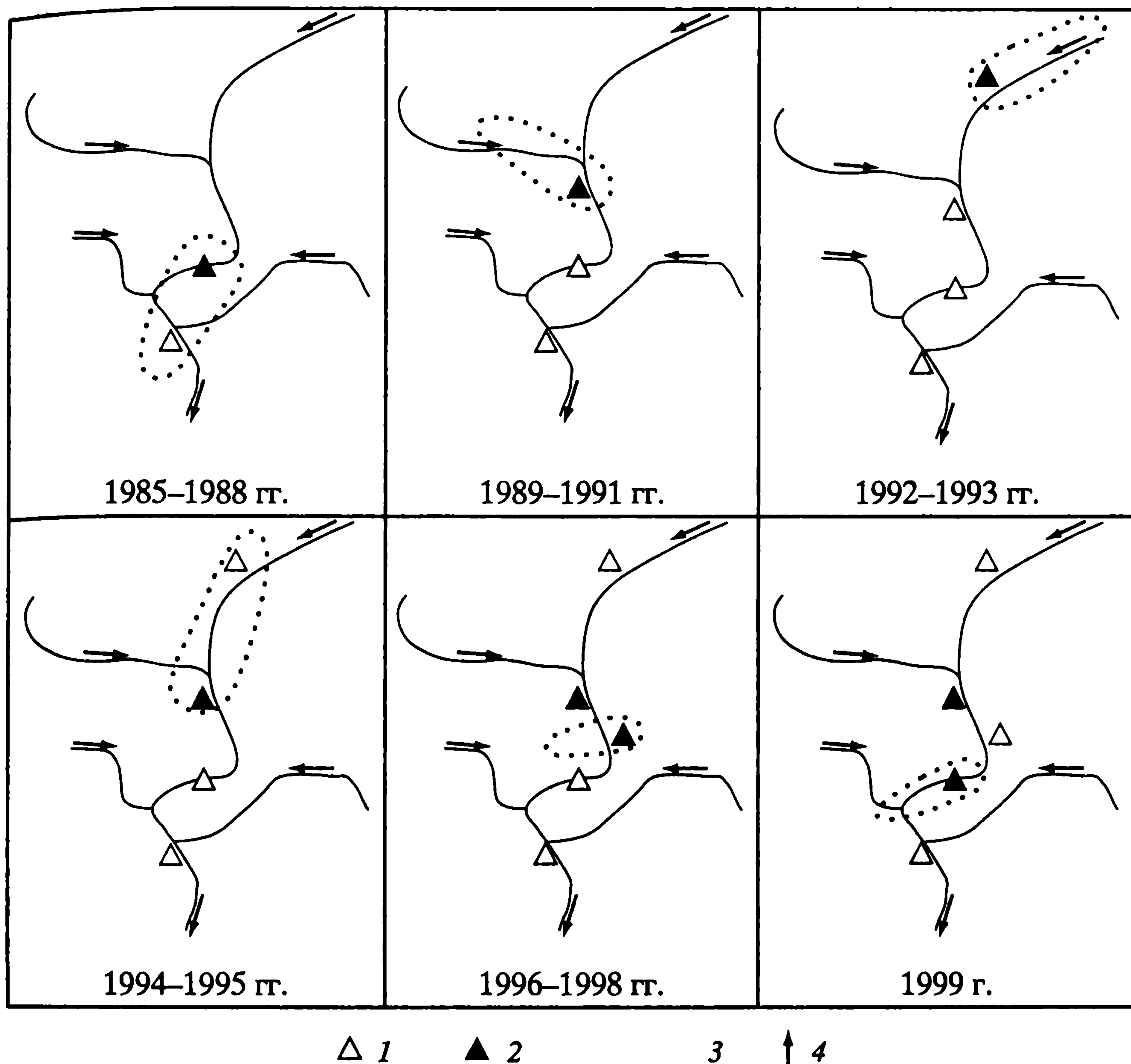


Рис. 2.2. Местные перемещения бобров поселения № 5.1 на р. Заблудашке
1 – хатки нежилые; 2 – хатки жилые; 3 – центр активности поселения; 4 – направление течения. Общая длина занятого бобрами участка 1,5 км

каналам через осиново-березовый лес на правом берегу пруда. Площадь старого пруда увеличилась примерно на 1,5 га и теперь составляла 4,5–5,0 га. Засуха 1999 г. вынудила бобров уйти с этого места и вновь заселить самый нижний участок поселения, где в ямах сохранилась вода и были обильные заросли ивняков (см. рис. 2.2). Таким образом, бобры оказались в той же части поселения, откуда 10 лет назад начали освоение участка.

Необходимо отметить, что, перемещая центр активности и сооружая новые плотины, бобры постоянно контролируют все поселение. Сигнальные холмики бобров отмечаются на всем участке, в том числе и на временно не используемых прудах. Активная маркировка отмечается не только весной, но и осенью, в сентябре, когда семьи окончательно определятся с местом будущей зимовки и заготовки древесно-кустарниковых кормов.

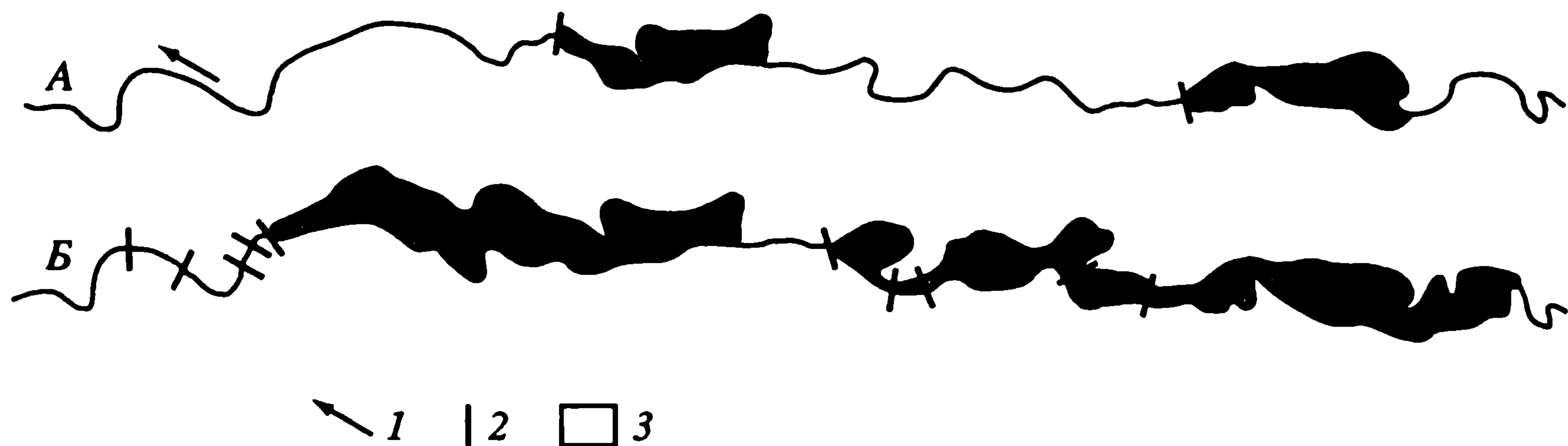


Рис. 2.3. Изменение количества плотин и площади прудов в двух поселениях на р. Искре

Общая длина участка 1930 м. А – участок в 1991 г. Пруды площадью 2,2 и 2,5 га. Б – участок в 1995 г. Комплексы прудов площадью 10,2 и 7,4 га. 1 – направление течения; 2 – плотины; 3 – пруды

В течение всего периода наблюдений в поселении № 5.1 основным кормом бобров была осина. В дальнейшем, по мере истощения запасов осины, бобры будут вынуждены переходить на питание ивой и березой. Результаты многолетних наблюдений за бобрами Воронежского заповедника показывают, что замена осинников на второстепенные кормовые породы не является препятствием для обитания полноценных бобровых семей, но снижает их общее количество, способное одновременно существовать в этих биотопах (Николаев, 1997). Таким образом, можно предположить, что бобрам Дарвинского заповедника в дальнейшем придется еще больше увеличить участки обитания. Однако это возможно только при невысокой плотности населения. При наличии соседних поселений бобры ограничены в своих перемещениях. В такой ситуации меньшие возможности местных перемещений бобры компенсируют интенсивной строительной деятельностью. Так, на 14-километровом участке р. Искры (от истока в озере до зоны затопления) с 1991 по 1999 г. увеличение плотности населения бобров сопровождалось быстрым увеличением

Таблица 2.6

Изменение плотности населения и количества плотин на 14-километровом участке верхнего течения р. Искры

Год	Число			Плотность населения на 1 км речного русла	
	поселений	бобров	плотин	бобров	поселений
1991	4	16	5	1,14	0,28
1995	5	26	28	1,86	0,36
1999	10	36	38	2,57	0,71

количества плотин и прудов (табл. 2.6, рис. 2.3). В настоящее время все верхнее течение этой реки, от истока до зоны затопления водохранилища, представляет собой непрерывный каскад бобровых прудов.

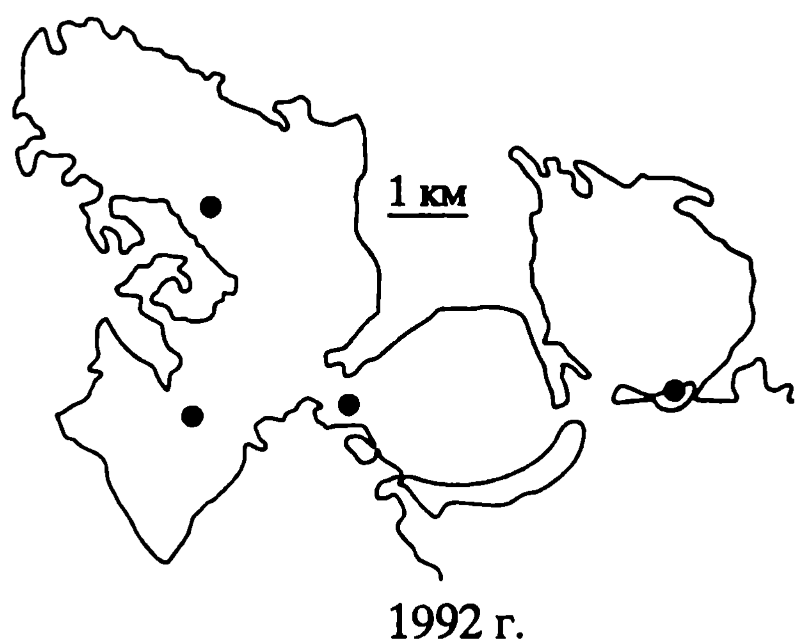
ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ БОБРОВ В ЗОНЕ ЗАТОПЛЕНИЯ

Главная особенность зоны затопления – быстрое ежегодное изменение условий обитания бобров: от оптимальных при высоком уровне, до пессимальных – при низком. Именно поэтому большинство бобровых поселений существует недолго (см. табл. 2.4), но быстро заселяется повторно. Это подтверждают данные по Бор-Тимонинскому заливу, который бобры заселили еще в 1977 г. За десять лет (1992–2002) здесь несколько раз изменялось не только количество поселений, но и их размещение (см. рис. 2.4).

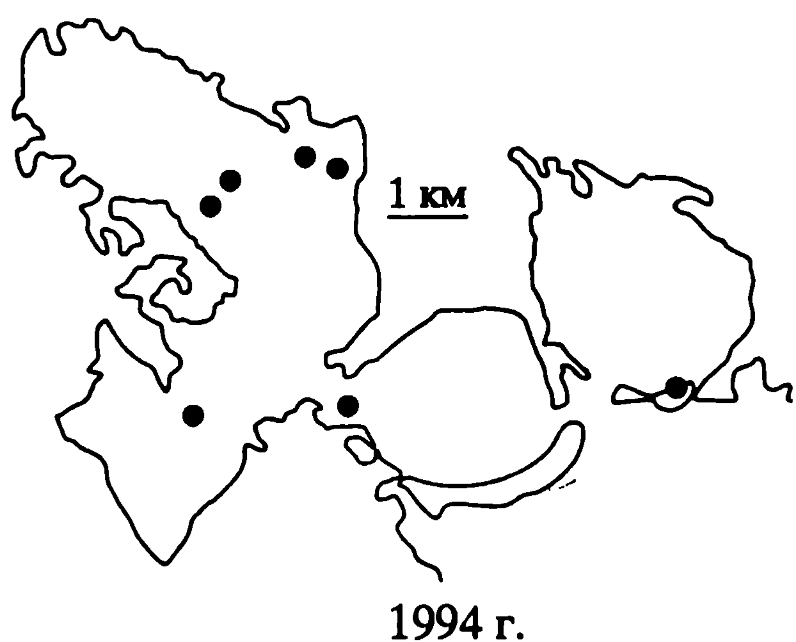
Реакция бобров на снижение уровня воды в Рыбинском водохранилище, связанное с работой ГЭС, в основном похожа на поведение бобров, которое А.М. Волох (1980) наблюдал на днепровских водохранилищах. В зоне затопления бобры используют сразу несколько жилищ, иногда расположенных одно от другого на расстоянии в сотни метров, и по мере изменения уровня перемещаются в наиболее подходящее. Так, в 1999 г. во временных норах, вырытых в песчаном грунте, бобры остались зимовать в 8 из 38 жилых поселений, а в двух поселениях уже после установления ледового покрова они были вынуждены переселяться в подледные логова.

Размеры поселений в зоне затопления – от 50 до 3000 м береговой линии. Необходимо отметить, что минимальные размеры участков характеризуются не высоким качеством местообитаний, а минимально доступным для обитания пространством, сокращающимся по мере снижения уровня. Приведенные в табл. 2.7 данные наблюдений показывают быстрое сокращение жизненного пространства бобров одного из поселений в зоне затопления в результате быстрого падения уровня Рыбинского водохранилища.

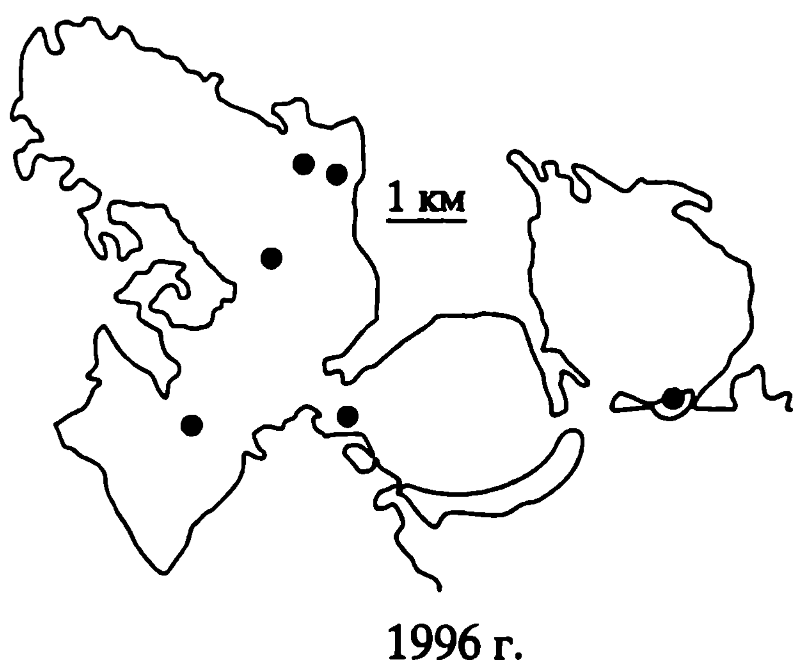
При низком уровне водохранилища пригодные для норения участки являются дефицитным ресурсом, поэтому используются бобрами интенсивно и активно охраняются от вторжения мигрантов. Систематические наблюдения за маркировочным поведением бобров в зоне затопления были проведены в 2001 г. в поселении № 6.28 “Изможево” (Завьялов, 2005). В этом поселении



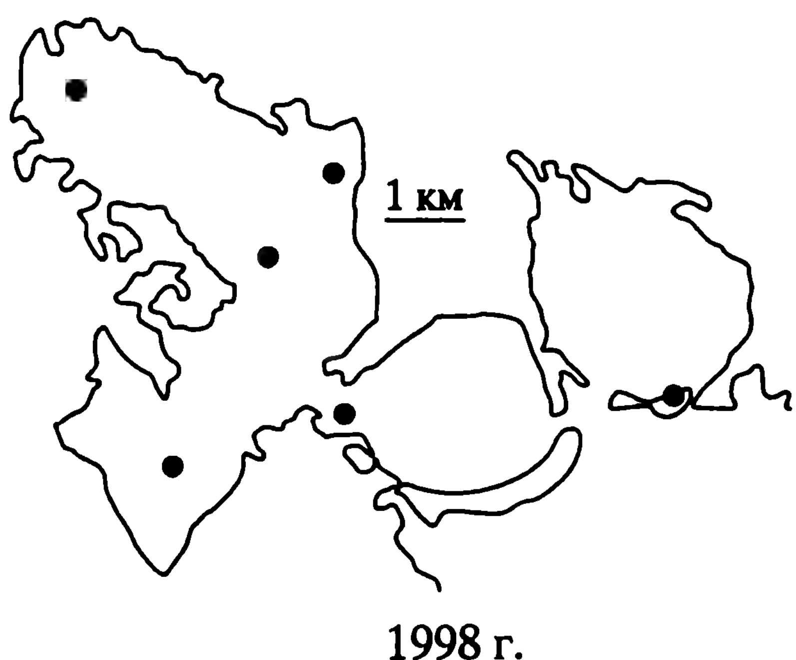
1992 г.



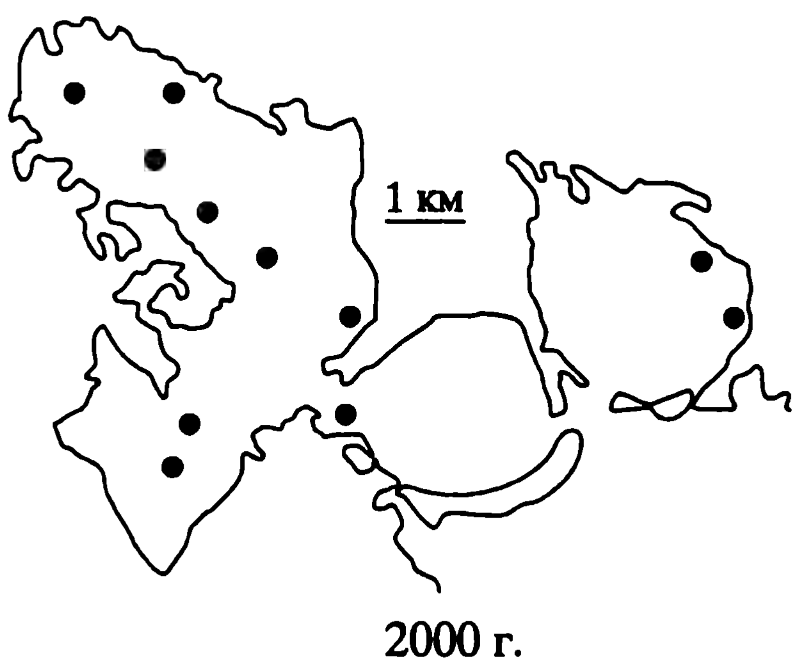
1994 г.



1996 г.



1998 г.



2000 г.

Рис. 2.4. Изменения количества и размещения бобровых поселений в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища на примере Бор-Тимонинского залива в разные годы

наблюдались два пика наиболее активного мечения территории – весенний и осенний (рис. 2.5). Бобры активно метили свою территорию не только запаховыми, но и визуальными метками (поверхностные, хорошо заметные на более темном фоне ствола погрызы бобров, когда повреждается только кора или верхний слой древесины).

На пике весенней маркировки все метки были распределены по территории поселения относительно равномерно: на границах поселения, внутри него, на путях перемещений бобров. При осеннем снижении уровня водохранилища наибольшая интенсивность маркировки совпала с появлением лишенных растительности отмелей и голых берегов (3 сентября) и с продолжением падения

Таблица 2.7

Сокращение доступного бобрам пространства по мере снижения уровня водохранилища в поселении № 7.9

Дата	Наблюдения
30.09.99	Кормятся на значительной территории: посещают залив возле 19-й пробной площади, плавают на о-ве Силон, в ручей Крутец, активно маркируют весь участок. Свежие погрызы встречаются на побережьях длиной более 1 км
6.10.99	Обозначилось основное жилище бобров – старая полухатка в "отшнурованном" водоеме возле 19-й пробной площади. Вечером бобры выходят на кормежку и идут к руслу р. Лоши, для чего им нужно преодолеть 15-метровые тростниковые заросли и голую песчаную отмель шириной 77 м. Под утро они проделывают этот путь снова и на дневку остаются в водоеме возле 19-й пробной площади. Начали делать запас корма
26.10.99	Отмель стала еще шире – около 100 м. Воды в "отшнурованном" водоеме стало на 20 см меньше. Теперь его ширина 2–3 м, длина 18–20 м, глубина 0,4–0,8 м. Бобры активно углубляют его, выталкивая кучки грязи на берега. Продолжают делать зимние запасы, собирая корм в районе полухатки. К руслу р. Лоши уже не ходят

уровня и четким обозначением ранее затопленных русел рек и ручьев (19 сентября). Так, 3 сентября все категории меток еще были на границах поселения, но наиболее интенсивно бобры промаркировали место своей будущей зимовки и место заготовки зимних кормов – т.е. экологический центр поселения. 19 сентября 31 из 32 обнаруженных запаховых меток находилась именно в экологическом центре поселения.

Весенний пик мечения объясняется необходимостью заново освоить территорию поселения после освобождения от ледового покрова и заявить свои права на эту территорию, поскольку именно весной чаще всего и происходит расселение бобров (Кудряшов, 1975). В половодье целостность границ поселений у бобров нарушается, а после спада воды обычно отмечается активная маркировка поселений (Дьяков, 1975; Nitsche, 2001). В зоне затопления бобры оказываются в схожей, но специфической ситуации, когда “половодье”, т.е. период подъема воды, высокий уровень и его снижение растянуты на весь вегетационный сезон.

Осенняя активизация мечения территории может быть обусловлена несколькими причинами. Прежде всего бобры вновь попадают в резко изменившиеся по сравнению с летними условия: уровень воды постоянно падает, бобрам нужно выбрать место

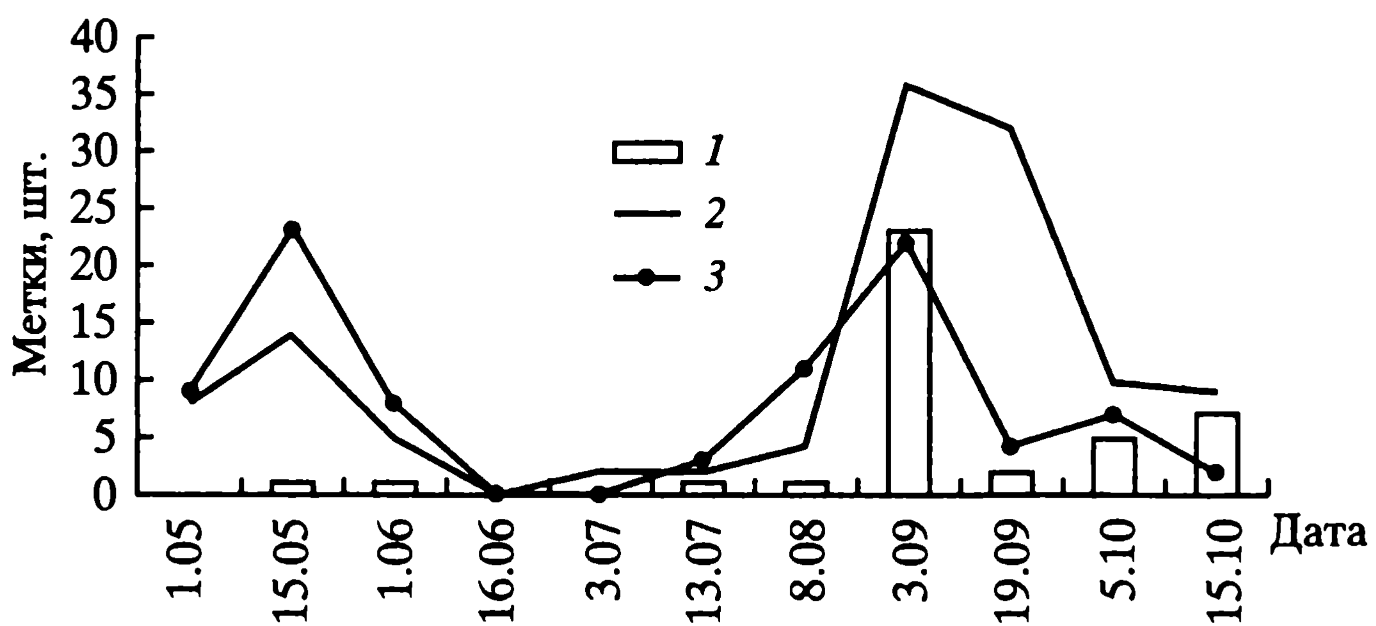


Рис. 2.5. Интенсивность мечения поселения "Изможево"
1 – СХ – сигнальные холмики без запаха; 2 – ЗМ – запаховые метки; 3 – ВМ – визуальные метки

для зимовки. Сформированное весной сигнальное поле бобров к началу сентября оказывается если не полностью разрушенным, то, по меньшей мере, значительно измененным. Учитывая, что слух и обоняние – это основные органы чувств бобра (Лавров, 1981), осушение торфяных и песчаных берегов с характерным сильным запахом становится своеобразным ольфакторным "ударом", стимулирующим маркировочную активность бобров.

При снижении уровня водохранилища изменяется не только ольфакторный фон, но и характер перемещения бобров по своему участку. Если при высоком уровне бобры могут активно плавать по всему поселению, то при низком уровне все возможные перемещения бобров ограничиваются руслами рек и ручьев, где сохраняется вода. Помимо всего перечисленного выше, возможно и обострение территориальных конфликтов. Наблюдения показывают, что осенью в зоне затопления наблюдаются достаточно активные перекочевки как одиночных бобров (так называемая "плавающая популяция", по: Aleksiuk, 1968), так и целых семей. В быстро меняющихся условиях зоны затопления мечение границ территории представляется невыгодным, исходя из затрат времени и энергии. В такой ситуации важнее проинформировать потенциальных вселенцев о занятости дефицитного ресурса – убежищ и мест, где при самом низком уровне воды еще можно заготовить древесно-кустарниковые корма.

СТРОИТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БОБРОВ

Норы. В 53% обследованных поселений бобры обитали в норах, во всех остальных поселениях (47%) – в хатках и полухатках.

Норы бобров Дарвинского заповедника относительно короткие, расположены у поверхности почвы. Средняя длина простой

норы составляет 3,42 ± 0,60 м (n = 12), максимальная – 7,8 м. Норы распределены по берегам водоемов неравномерно. Выделяются места концентрации нор – "норовые участки", на которых бобры устраивают большие, сложные выводковые норы и остаются в них на зимовку. Количество входных отверстий нор на норовых участках достигает 27 на 100 м берега. Но существуют и многочисленные простые норы, вырытые бобрами в пределах всего поселения. Они используются в качестве временных убежищ, их количество достигает 40 на 1 км берега.

Песчаные почвы берегов, изрытых бобровыми норами, быстро проваливаются, поэтому у большинства нор бобры сооружают "потолки" из ветвей и грунта, достигающие значительных размеров (3 · 4 м). Норы без "потолков" встречаются крайне редко.

Особенно многочисленны норы в поселениях на мелиоративных каналах. В образовавшихся на краю канала валах из вынутого грунта под нору используется буквально каждая кочка.

Сложные многоярусные норы существуют в зоне затопления. При высоком уровне водохранилища бобры обитают в верхнем ярусе нор, а по мере снижения уровня переходят в нижний ярус. Затем, когда обнажаются входы в норы нижнего яруса, бобры прочищают каналы от входа в норы до воды и выстраивают над ними козырьки из ветвей для безопасного передвижения. Длина таких каналов с защитным козырьком может достигать 18 м. Отмечено несколько случаев, когда канал с защитным козырьком заканчивался возле уреза воды небольшой хаткой. При дальнейшем понижении уровня водохранилища бобры покидают постоянные норы и роют новые ближе к воде. Такие короткие норы функционируют только один сезон, поскольку не скрепленный корнями растений грунт быстро оплывает как с боков, так и сверху, над норами.

Одним из вариантов временных нор можно считать зимние подледные логова бобров. Зимой снижение уровня водохранилища продолжается после ледостава. Лед проседает и ложится на грунт, в результате чего в некоторых поселениях зоны затопления бобры оказываются полностью отрезанными от кормов и вынуждены перекочевывать на новое место. Там они и сооружают подледные логова вблизи куртин ивняков или молодых берез. При срабатывании воды лед проседает и ложится на грунт. Подо льдом бобры выкапывают ходы длиной 3–9 м, которые заканчиваются камерой размерами 55 60 см и высотой до 30 см. Камера выстилается 10–15-сантиметровым слоем щепы, в результате получается лежка диаметром около 30 см, со всех сторон прикрытая слоем щепы. Эту щепу бобры готовят специально: принося в

камеру уже обглоданные березовые и ивовые палки длиной 20–25 см, расщепляют их вдоль волокон.

Хатки и полухатки. Среди хаток часто встречаются очень крупные – высотой до 3 м, диаметром основания до 12 м. В поселениях с низкими болотистыми берегами водоемов может быть до 5 хаток разного размера и назначения.

Практически во всех обследованных поселениях жилища и убежища бобров были многочисленны и разнообразны (простые норы и целые подземные городки, полухатки и защитные козырьки, коблы, ниши и т.д.). Отмеченное для хоперской популяции постепенное "переоборудование" бобрами нор в хатки и полухатки (Барабаш-Никифоров и др., 1961), наблюдалось и в Дарвинском заповеднике.

Отмечено и 8 случаев обитания бобров в норах, вырытых в "угольных ямах" – буграх высотой до 3 м, оставшихся от промысла древесного угля в XVI–XVIII вв. Четырежды бобры заселяли "угольные ямы", уже обжитые барсуками. В двух случаях уходили барсуки, в одном – бобры, и только в "угольной яме" № 2 (кв. 70) три года совместно обитали и те, и другие.

Плотины и пруды. В 150 обследованных поселениях плотины были в 101 (67,3%). Бобры строили плотины в самых разных местообитаниях. На малых реках и мелиоративных каналах не было плотин только в трех поселениях, но и эти поселения были временными – они существовали только один год. Строительство плотин отмечено в 15 поселениях в зоне затопления, в одном поселении на болотах, в двух поселениях на озерах и в двух поселениях на прудах. Средняя длина одной плотины на малых реках и ручьях 13,49 ± 1,39 м ($n = 276$), наибольшая – 265 м (р. Островская). Высота от 0,1 до 1,6 м, максимальный перепад воды на одной плотине – 1,6 м. В бобровых поселениях постоянно происходит как строительство новых, так и разрушение уже существующих плотин. Но плотины в брошенных бобрами поселениях не успевают полностью разрушиться. Они укрепляются корнями прорастающих на них растений: злаков, осок, тростника. Дают корни и некоторые уложенные в плотину ивовые ветви. Особенно быстро зарастают плотины, за основу которых бобры используют высокие, до 40–60 см, осоковые кочки, заполняя промежутки между кочками землей и растительными остатками. Длительному сохранению плотин способствуют слабый уклон местности, отсутствие разрушительных весенних паводков и нестабильный гидрологический режим. Практически ежегодно при отсутствии дождей происходит значительное снижение уровня воды в водотоках, что обусловлено атмосферным питанием рек и ручьев. В такой ситуации нормальной реакцией

бобров является активная строительная деятельность (Барабаш-Никифоров и др., 1961; Крапивный, 1987). Особенно активны были бобры в период засух 1992, 1995, 1999 и 2002 гг., когда были отремонтированы все, даже самые старые и маленькие плотины.

В зоне затопления плотины перегораживают остаточные русла рек, ручьев и канав, сохраняя воду при снижении уровня водохранилища. В одном поселении с плотинами их бывает 1–2, максимально 4. Они невелики по размерам (1–16 м) и малоэффективны, поскольку не скрепленный корнями растений грунт берегов быстро размывается. Эти плотины выстроены из крупных кусков полуразложившейся древесины, обильных на мелководьях зоны затопления.

Пруды. Со временем участки бобровых поселений на малых реках и ручьях превращаются в систему малопроточных прудов. Средний размер пруда 3,30 ± 0,57 га (n = 37). Максимальный размер бобрового пруда (около 100 га) отмечался в 1985 г. на р. Лоше. По-видимому, это один из наиболее крупных бобровых прудов в России. Ранее П.И. Данилов с соавторами (1974) сообщил о находке бобрового пруда площадью 50 га в Карелии.

Общая площадь прудов в одном бобровом поселении варьирует от 14 до 40 га.

Необходимо отметить, что размеры бобровых прудов меняются в зависимости от сезона и количества выпавших осадков. Так, пруды занимают наибольшую площадь в начале осени, когда бобры тщательно ремонтируют плотины, и во время дождевых паводков. В отсутствие осадков площадь прудов уменьшается за счет сброса воды, фильтрации и физического испарения с поверхности.

Прочие сооружения бобров. Кроме строительства плотин бобры роют и многочисленные каналы. Ширина их 40–60 см, реже 1 м, глубина 0,2–1,2 м, длина 2–5 м, но встречаются и очень крупные. Так, в пойме р. Искры бобры вырыли два больших канала длиной 88 и 130 м, на р. Аньговке – около 100 м, на р. Чимсоре – 244 м, на берегу оз. Хотавецкого длина такого канала превышает 300 м. Особенно многочисленны каналы в поселениях, расположенных в топких, болотистых верховьях рек и ручьев, на Бор-Тимонинских торфяниках. Здесь создается сложная сеть каналов и расчищенных бобрами мелких водоемов, что приводит к образованию пестрого микро- и мезорельефа. Так, на р. Понорье площадь, занятая сложной системой бобровых каналов, составила 15–16 га. На этом участке погиб сосняк, но по берегам каналов, на валиках вытолкнутого бобрами грунта образовались заросли ивняка, которым и кормились бобры.

Заплывая под сплавины, бобры роют в них короткие вертикальные норы, ведущие к поверхности сплавины, в результате чего образуются полные воды "окна". Особенно много таких "окон" на сплавинах, верхний слой которых скреплен корнями молодых деревьев и кустарников (озера Хотавецкое, Изможевское, Мороцкое, Искрецкое) – до 30 шт. на 100 м протяженности берега.

В зоне затопления бобры роют многочисленные "норы-каналы", нижняя часть которых представляет собой канал по мелководью, а верхняя – туннель в торфянистом берегу. Длина таких "нор-каналов" достигает 24 м.

Для передвижения через густые заросли осоки бобры прогрызают и прочищают в кочках своеобразные "осоковые туннели". Сверху эти "туннели" совершенно скрыты высокой, до 1,3 м, и густой осокой, что позволяет бобрам безопасно отходить от воды на более чем 80 (!) м. В одном из поселений зоны затопления насчитывалось 129 м каналов и 108 м "осоковых туннелей". В другом поселении общая протяженность каналов составила 276 м.

Наблюдалось и сооружение "надземных коридоров". В поселении № 5.4 две большие двухметровые хатки, стоящие в 3 м одна от другой, были соединены надземным "коридором" из ветвей, промазанных грязью. В поселении № 5.1 таким же "коридором" соединялись нора в "угольной яме" и стоящая в 4 м от нее большая хатка.

КОРМОДОБЫВАЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БОБРОВ

В питании бобров различают осенне-зимний и весенне-летний периоды. Летнее питание речного бобра довольно подробно описано в литературе (см.: Дежкин и др., 1986) и в настоящем исследовании подробно не рассматривается. Отметим лишь, что в Дарвинском заповеднике летние кормовые площадки бобров относительно невелики, их размеры не превышают 20–25 м^2 и расположены они в непосредственной близости от воды.

По нашим данным, основным древесно-кустарниковым кормом бобров в осенне-зимний период служат осина, береза, ива (рис. 2.6). Доля осины в настоящее время достаточно велика, но с каждым годом снижается. Ольха (серая и черная) поедается довольно мало. В то же время по мере истощения запасов осины бобры активнее грызут березняки и ивняки, используют корневища кубышки. Подобные изменения в питании бобров отмечал и В.Я. Каньшиев (1983) в Ленинградской области.

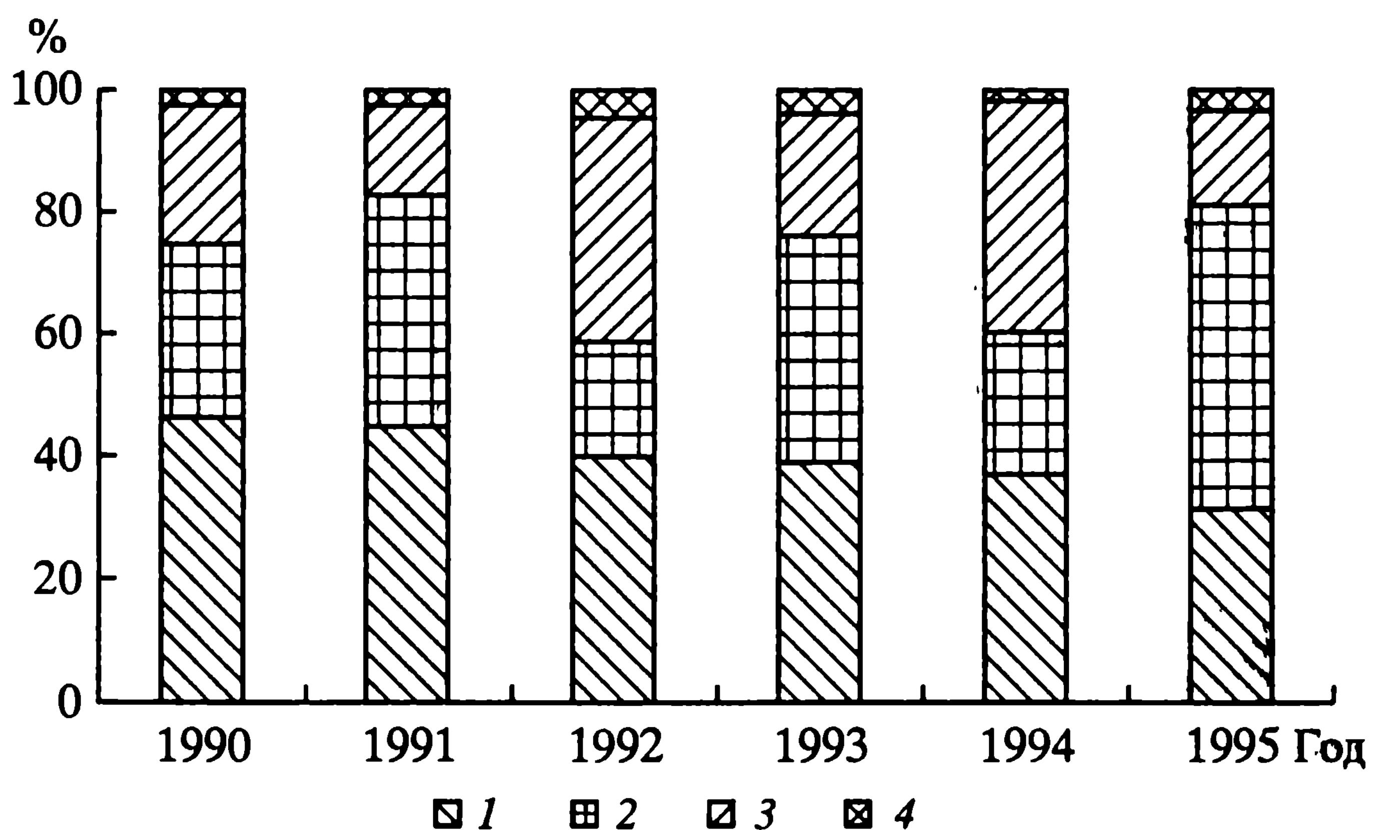


Рис. 2.6. Состав древесно-кустарниковых кормов в осенне-зимнем рационе бобра в разные годы
1 – осина; 2 – береза; 3 – ива; 4 – ольха

Отмечено множество случаев, когда бобры объедали кору у живых сосен. Бобры обгладывали комлевую часть стволов на высоту до 80 см. В полосе 5–10 м по правому берегу р. Чимсоры на участке протяженностью 5–6 км обглоданы почти все доступные бобрам сосны. По мнению М.Н. Бородиной (1956), переход бобров на питание сосновой корой связан "с общим однообразием кормов в поселениях"

Все места, где бобры готовили древесно-кустарниковые корма, можно условно разделить на 2 группы:

(1) полоса погрызов – бобрами свалены отдельные деревья и кустарники; прибрежная полоса осветляется, но диаметр прорыва древесного полога не превышает высоты древостоя;

(2) "лесосеки" или "вырубки". Бобры подгрызли так много деревьев, что размеры образовавшегося прорыва древесного полога больше величины высоты древостоя, в результате значительно изменились условия освещения. В лесоведении подобные структуры называются "окнами" (Погребняк, 1968).

Протяженность полосы погрызов зависит от размеров участка, занятого бобрами, крутизны берегов, гидрологического режима водоема и может иметь форму непрерывной ленты шириной 10–15 м, либо отдельных отрезков на доступных для бобров берегах реки. Такую картину можно видеть на берегах рек Чимсоры, Заблудашки, Лоши, Аньговки и Искры.

Лесосеки образуются на участках, где в древостое преобладают осина или молодая береза, размеры их относительно невелики. Так средняя площадь лесосеки составляет 0,3 ± 0,17 га (n = 20), максимальная 3,5 га. Н.П. Дворникова (1987), обследовав в

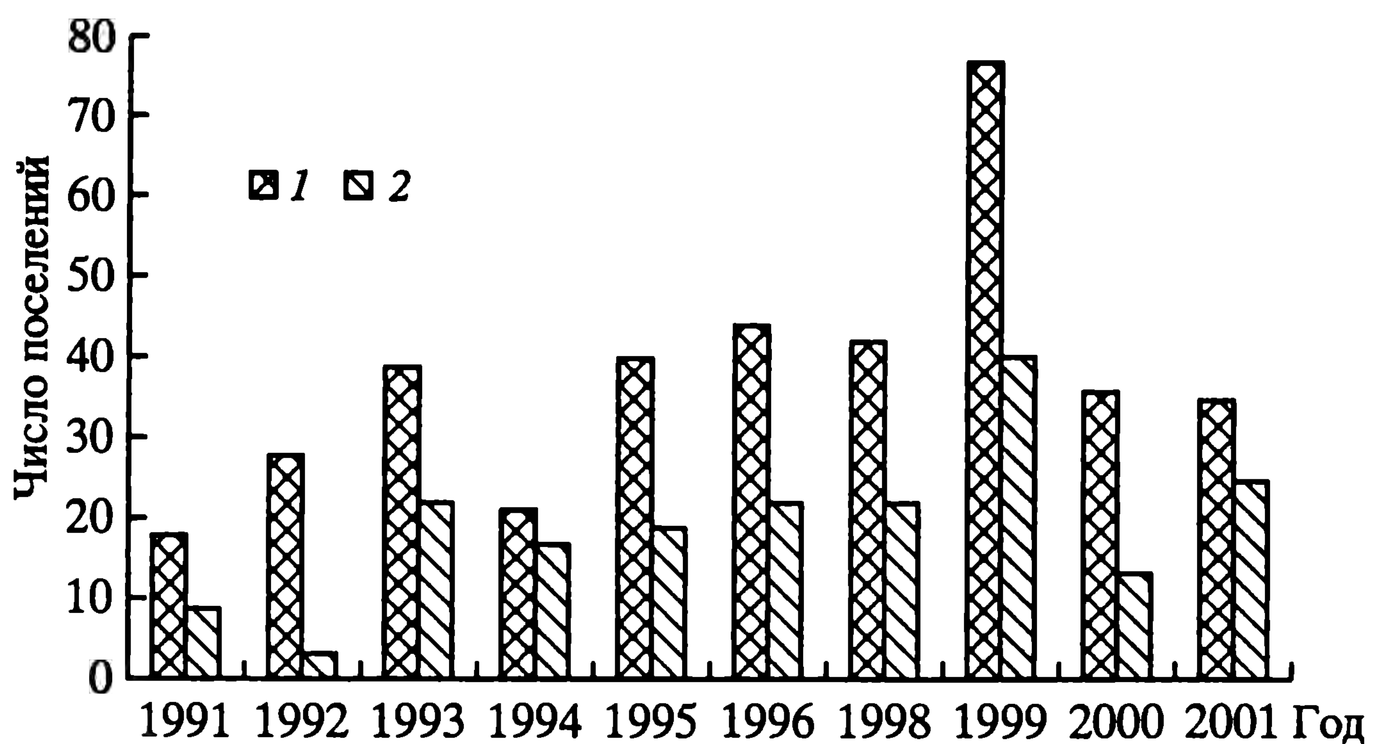


Рис. 2.7. Наличие зимних запасов корма
1 – количество поселений, обследованных осенью; 2 – поселения с зимними запасами корма

Ильменском заповеднике 38 бобровых лесосек, получила сходные результаты – на одну бобровую вырубку приходилось в среднем 0,2 га.

Зимние запасы корма бобры делают во всех местообитаниях, но ежегодно варьирует как доля семей с запасами, так и размеры запасов (рис. 2.7). Объем заготовленных бобрами кормов – от нескольких ветвей до десятков кубометров. Так, осенью 1999 г. запасы корма имелись в 40 из 77 обследованных поселений. Средний запас составил 18,1 ± 2,4 рыхлых кубометров, минимальный – около 1, максимальный – 60 м^3. Однако запасы более 20 рыхлых кубометров были только в 7 поселениях, 10–20 рыхлых кубометров в 16 поселениях, а в остальных 17 поселениях запасы кормов были небольшими.

СМЕРТНОСТЬ БОБРОВ

За период с 1978 по 2001 г. зафиксировано 8 случаев гибели бобров (табл. 2.8). Из них в трех случаях бобры становились жертвами волков. Достоверно известен один случай гибели бобра от браконьеров, когда молодой бобр задохнулся в проволочной верше. За годы наблюдений было найдено четыре целых скелета бобров, по которым не удалось установить причину гибели животных.

Кроме того, известны 4 попытки медведя раскопать бобровые жилища. Но это не принесло бобрам существенного вреда. Разрушенные хатки быстро восстанавливались, или бобры переселялись в новое жилище.

Многие исследователи речных бобров отмечают многочисленные случаи браконьерства, от скрыто протекающего систе-

Таблица 2.8

Данные по смертности бобров в Дарвинском заповеднике в 1987–2002 гг.

Дата	Урочище	Причина гибели	Дата	Урочище	Причина гибели
23.02.1988 г.	Нетеча	Волк	Лето 1996 г.	Оз. Хотавецкое	Не известна
Весна 1993 г.	Кв. 102–104	Не известна	Осень 1996 г.	3-я река	Не известна
2.09.1994 г.	2-я река	Браконьеры	Весна 1999 г.	Крутец	Не известна
6.01.1995 г.	Мшичино	Волк	21.07.2002 г.	Мшичино	Запутался в сети
13.02.1995 г	Кв. 192	Волк			

матического изъятия отдельных особей (Бородина, 1966) до полного уничтожения целых популяций (Соловьев, 1967). В Дарвинском заповеднике случаев браконьерства известно немного. В основном это разрушение бобровых плотин, когда затапливаются лесные дороги и тропы, – 8 случаев. Осенью 1992 г. была раскопана бобровая нора в поселении № 2.9, а годом позже разрушена хатка в поселении № 8.1. Кроме того, достоверно известен случай постановки капканов на бобров в ноябре 1995 г. в поселении № 6.2.

ВЫВОДЫ

Бобры заселили территорию Дарвинского заповедника, мигрировав с сопредельных территорий, т.е. в результате саморасселения. К 2002 г. в данном районе насчитывалось 91 жилое поселение с 273 бобрами. В 1992 г. среднее количество бобров в поселении было наибольшим – 5,1, но к 2001 г. сократилось до 3,0. В 1990–1996 гг. сеголетки ежегодно регистрировались более чем в 50% поселений, но к 2001 г. доля поселений с сеголетками сократилась до 36%.

Большинство поселений расположено на малых реках и ручьях, в зоне затопления и на мелиоративных каналах. На озерах, прудах и болотах отмечены единичные поселения.

В зоне постоянного влияния гидрологического режима водохранилища находится только 32% поселений.

Средняя продолжительность непрерывного существования отдельного поселения на малых реках 6,56 ± 0,60 лет, на мелиоративных каналах 3,54 ± 0,66 года, в зоне затопления 3,19 ± 0,25 года. Средняя продолжительность периода отсутствия бобров на

мелиоративных каналах 4,64 ± 0,82 года, на малых реках – 3,29 ± 0,49 года, в зоне затопления – 2,71 ± 0,28 года. Таким образом, стабильное бобровое население отмечается на малых реках и ручьях, но повторное заселение быстрее всего происходит в зоне затопления.

Средние размеры бобровых поселений на малых реках и ручьях – 1300 ± 69 м протяженности русла (400 ÷ 3000 м), на мелиоративных каналах – 889 ± 93 м (400 ÷ 1500) длины канала, по берегам озер – 200–800 м побережья, на болотах – 0,02–6,00 га. Размеры поселений в зоне затопления непостоянны, зависят от уровня водохранилища и могут занимать от 50 до 3000 м протяженности побережья.

На малых реках и ручьях бобры занимают довольно большие участки и регулярно переносят центр активности, не выходя за границы занятого участка. При наличии соседних поселений меньшие возможности для таких перемещений компенсируются активной строительной деятельностью.

Условия обитания бобров в зоне затопления ежегодно изменяются от оптимальных при высоком уровне до неблагоприятных при низком. Бобры используют сразу несколько жилищ и по мере изменения уровня перемещаются в наиболее подходящее жилище. При низком уровне водохранилища пригодные для норения участки являются дефицитным ресурсом, интенсивно используются бобрами и активно охраняются от вторжения мигрантов.

Строительная деятельность бобров интенсивна и разнообразна: сложные многоярусные норы, подледные логова, защитные козырьки, “тропы–каналы”, “осоковые туннели”, каналы, “окна”. Средняя длина одной плотины 13,49 ± 1,39 м, наибольшая – 265 м. Со временем участки бобровых поселений на малых реках и ручьях превратились в систему малопроточных прудов. Общая площадь прудов в одном бобровом поселении достигает 40 га.

Доля осины в древесно-кустарниковых кормах бобров в настоящее время достаточно велика, но с каждым годом снижается. Зимние запасы корма бобры делают во всех местообитаниях, но ежегодно варьируют как доля семей с запасами, так и размеры запасов.

Глава 3

ВЛИЯНИЕ КОРМОДОБЫВАЮЩЕЙ И СТРОИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ НА ПРИБРЕЖНЫЕ ЛЕСА ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Речной бобр – облигатный фитофаг, использующий в пищу более 300 видов растений. Основу осенне-зимних кормов бобра составляют кора и ветви деревьев и кустарников. Наиболее предпочитаемые породы – это осина, тополя, ивы (Дьяков, 1975), на севере основное значение приобретают ивы, береза, рябина, черемуха (Шилов, 1952; Паровщиков, 1961; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986).

Трофическое воздействие бобров оставляет глубокий след в растительных сообществах, поскольку (1) только бобры могут валить взрослые деревья, (2) они кормятся лишь в узкой прибрежной полосе, (3) биомасса поваленных ими деревьев намного превышает биомассу, потребленную в пищу (Johnston, Naiman, 1990). Исследования трофического воздействия бобров на состав и структуру прибрежных таежных лесов немногочисленны (Феклистов, 1984; Дворников, Дворникова, 1986; Синицын, Русанов, 1989) и в основном посвящены характеристике изымаемой бобрами растительности. Однако фитофаги могут влиять на экосистемы не только тем, что и как много они съедят, но также и тем, что они не будут есть (Pastor, Naiman, 1992). Они могут изменить соотношение жизненных форм, химизм, видовой состав растений, косвенно затронуть множество других организмов и повлиять на структуру сообществ (Martinsen et al., 1998). Донкор и Фрайкселл (Doncor, Fryxell, 1999), проанализировав литературу, посвященную влиянию кормодобывающей деятельности бобров на прибрежные леса, пришли к следующему выводу: "Хотя многочисленные исследования и показывают, что бобры предпочитают подгрызать и есть кору и листья лиственных деревьев, но избегают хвойных..., воздействие бобров на структуру растительных сообществ исследовано настолько мало, что общность полученных результатов можно определить только приблизительно" Таким образом, никто не сомневается, что бобры оказывают заметное воздействие на расти-

тельные сообщества, но последствия этого воздействия все еще слабо изучены.

Целью данной главы является показать основные закономерности изменения структуры прибрежных лесов под влиянием деятельности бобра. Мы попытаемся ответить на вопросы: (1) в чем состоит специфика производимых бобрами нарушений (?); (2) чем они отличаются, если отличаются, от нарушений сходного масштаба, но иной природы, например, от разрушений древостоев в результате ветровала (?); (3) как деятельность бобра повлияла на ход сукцессии и условия возобновления его главных кормовых пород (?). Учитывая, что бобры вселяются в прибрежные местообитания, всегда плотно заселенные самыми разными животными, несомненный интерес представляет и взаимодействие бобров с другими фитофагами.

Анализ воздействия строительной и кормодобывающей деятельности бобров на прибрежные леса Дарвинского заповедника выполнен на 3 модельных поселениях. Эти поселения различаются между собой главным образом по богатству и степени увлажненности почв. Получается следующий ряд: осинник липовый – березняк-осинник зеленомошно-черничный – березняк травяно-сфагновый.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

За основу была принята методика, ранее примененная американскими исследователями (Johnston, Naiman, 1990), с некоторыми изменениями: (1) пробы закладывали непосредственно на трансекте, (2) дополнительно измеряли диаметр стволов на уровне груди. На каждой трансекте центр первой площадки находился на расстоянии 5 м от воды, а все следующие располагались с интервалом 10 м. Все трансекты были одинаковой длины и захватывали самые отдаленные бобровые погрызы. На большой круговой площадке радиусом 4 м (площадью 50 м^2) проводили перечет древостоя (выше 6 м), на малой площадке радиусом 1,25 м (площадь 5 м^2) – перечет подроста и подлеска (высотой до 6 м). У каждого дерева измеряли диаметр на высоте груди и на высоте бобровых погрызов (30–40 см над землей). Отмечали "частично подгрызенные" деревья, у которых бобры повредили кору и древесину не более чем на $^1/_3$ длины окружности ствола, и "полностью обгрызенные" – сваленные или стоящие, но поврежденные более чем на $^1/_3$ длины окружности ствола. Кроме того, отмечали повреждения коры деревьев лосем и стволами падающих деревьев. Показатели для всех пород, присутствующих в древостое

(диаметры на уровне груди и на высоте бобровых погрызов), использовали для составления уравнений регрессии, с помощью которых была воссоздана "добобровая" ситуация, т.е. был реконструирован древостой в период до появления бобров. Для реконструкции "добобрового" состояния были выдвинуты два предположения: (1) прирост оставшихся в зоне погрызов нетронутых бобрами деревьев – величина небольшая и ею можно пренебречь; отсюда сумма количества стволов (КС) или суммы площадей сечений (СПС), сваленных бобрами и оставшихся, даст "добобровое" состояние древостоя; (2) состав и обилие подроста и подлеска во второй зоне примерно соответствует таковым в первой зоне до начала воздействия бобров. Высоту каждого дерева определяли высотомером ВН-1. Площадь поперечного сечения ствола считали равной площади круга соответствующего диаметра. Для учета подроста и подлеска использовали методику К.А. Смирнова (1987). На круговой площадке радиусом 1,25 м проводили сплошной перечет всех живых стволиков по породам и 12 ступеням высоты (от 0,1 до 6,0 м) с шагом в 0,5 м. Отмечали бобровые погрызы, повреждения стволиков лосями и зайцами-беляками, а также повреждения от падающих древесных стволов. Для оценки значимости различий использовались непараметрический критерий Уилкоксона (W) и критерий χ^2.

ИЗМЕНЕНИЯ ПРИБРЕЖНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РЕЗУЛЬТАТЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ

Правый берег

Осинник липовый. Исследования проводили на бобровом пруду площадью 6,5 га, расположенному в 161–162 кв. Центрального лесничества Дарвинского заповедника. На правом берегу пруда осинник липовый 7Ос2Б1Е+Лп,Рб, средняя высота древостоя 23 м: на левом – ельник-черничник 4Е4Ос2Б+С, средняя высота 20–21 м, и небольшой участок старовозрастного редкоствольного осинника. Осинник липовый входит в группу сложных лесов, произрастающих на дерново-слабо- и среднеподзолистых среднеоглеенных пылевато-песчаных почвах – наиболее богатых в заповеднике (Ремезов, 1955; Успенская, 1968).

Это поселение проверяли ежегодно с момента первого появления бобров в 1986 г. В 1990 г. бобры выстроили плотину, образовался пруд, на правом берегу пруда бобры начали подгрызать осины на расстоянии до 20 м от кромки воды. В последующие годы, когда размеры плотины увеличились до 61 м, погрызы постепенно

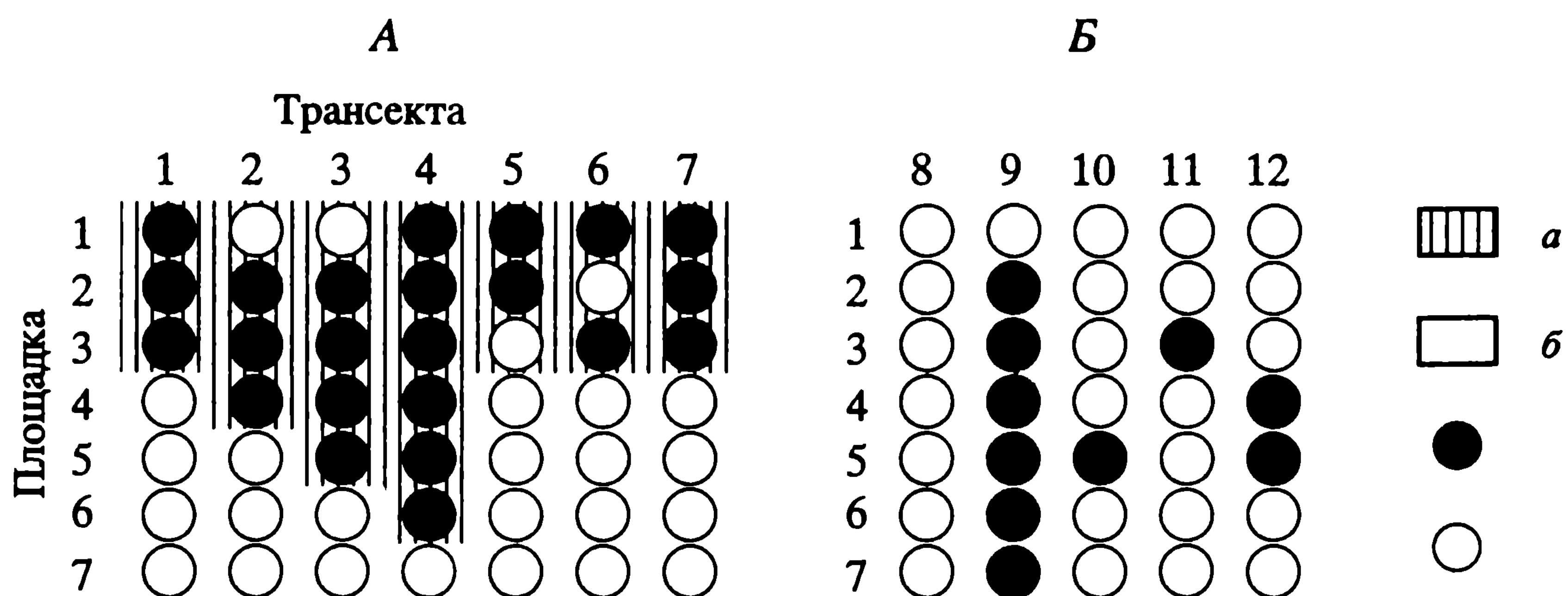


Рис. 3.1. Схема расположения пробных площадок

А – правый берег пруда, Б – левый берег пруда; а – зона погрызов (первая); б – зона без погрызов (вторая); в – площадки с бобровыми погрызами; г – площадки без погрызов

распространились на расстояние до 30–40 м. После 1993 г. на правом берегу реки бобры новых осин не подгрызали, они объедали упавшие от ветролома ранее частично подгрызенные деревья. В 1994–1998 гг. свежие погрызы осин еще встречались на левом берегу этого пруда, но основную массу осенне-зимних кормов бобры готовили выше по течению, на берегах другого пруда. В 1989–1991 и 1993 гг. в поселении насчитывалось не менее 6 бобров, в 1992 и 1994 гг. – по 4, т.е. это поселение было немного крупнее среднего. С 1999 г. поселение было нежилым, а к 2001 г. произошло частичное разрушение плотины и понижение уровня воды в пруду.

Подсчеты погрызов показали, что в 1990–1992 и 1994 гг. осина всегда была главной кормовой породой бобров, составляя 87–97% общего количества погрызов. Доля погрызов деревьев других пород всегда была незначительной, кроме 1993 г., когда доля осины сократилась до 50%, но одновременно до 42% выросла доля березы[1] и до 5% – ивы.

В 1990–1994 гг. на берегах этого пруда постоянно держались лоси, которые интенсивно кормились на сваленных бобрами осинах, потребляя до 70–75% всей осиновой коры.

Перечеты по единой методике были выполнены в 1999 и 2001 гг.

Вокруг всего бобрового пруда перпендикулярно береговой линии были заложены 12 трансект длиной по 70 м. Расстояние между трансектами 50 м. Всего были заложены 84 сдвоенные площадки: на правом берегу пруда – 7 трансект и 49 площадок, на левом – 5 трансект и 35 площадок.

На правом берегу пруда были выделены две зоны. В пер-

[1] Большинство берез было свалено бобрами на берегу другого маленького пруда, находящегося выше по течению.

Таблица 3.1

Изменения основных характеристик древостоя на правом берегу в первой зоне (27 площадок)

Порода	Живой древостой			Сухостой	
	до бобров	1999 г.	2001 г.	1999 г.	2001 г.
Осина	333±51 / 24,39±3,86	74±32* / 5,36±2,34*	44±22 / 3,62±1,92	67±26 / 1,58±0,60	37±19 / 1,23±0,63
Береза	156±53 / 7,92±2,83	156±53 / 7,92±2,83	81±31 / 3,26+1,30	96±43 / 3,07±1,45	141±57 / 6,36±2,50
Ель	385±79 / 7,33±1,67	385±79 / 7,33±1,67	370±76 / 7,51±1,71	89±47 / 1,90±1,18	81±32 / 1,81±1,14
Липа	222±68 / 2,50±0,81	215±68 / 2,46±0,82	252±71 / 2,53+0,81		
Всего	1111±137 / 42,31±4,53	844±115 / 23,24±3,63*	785±107 / 16,95±3,09	267±75 / 6,73±3,07	267±78 / 9,43±2,82

* Различия достоверны при $p < 0{,}001$.

Примечание. Числитель – КС, шт. $га^{-1}$, знаменатель – СПС, $м^2 \cdot га^{-1}$.

вую попали все площадки с бобровыми погрызами и находящиеся между ними площадки без погрызов (всего 27 площадок), во вторую – 22 площадки без бобровых погрызов (рис. 3.1, А). На левом берегу пруда погрызов было заметно меньше, площадки с погрызами располагались в основном вдоль расчищенной бобрами ложбины (рис. 3.1, Б); здесь зон с погрызами не выделяли.

Древостой первой зоны. Сравнение "добобровой" ситуации и результатов перечета 1999 г. выявило следующие изменения. В результате интенсивной кормодобывающей деятельности бобров к 1999 г. в древостое общее КС сократилось на 24%, а СПС – на 45% ($p < 0{,}001$) (табл. 3.1). Все эти изменения произошли из-за избирательного вывала бобрами осины. Так, КС осины сократилось в 4,5 раза ($p < 0{,}001$), а СПС – в 4,9 раза ($p < 0{,}001$) (табл. 3.1). Средний диаметр сваленных бобрами осин составил 29,80 ± 1,17 см (n = 35), минимальный – 15 см, максимальный – 54 см. Средний диаметр нетронутых осин в первой зоне 20,93 ± 1,88 см (n = 14), во второй зоне – 27,09 ± 1,17 см (n = 34). Не было статистически значимых различий среднего диаметра сгрызенных и нетронутых бобрами осин (W, p = 0,107).

Оставшиеся в первой зоне березы имели средний диаметр 24,05 ± 2,34 см (n = 21).

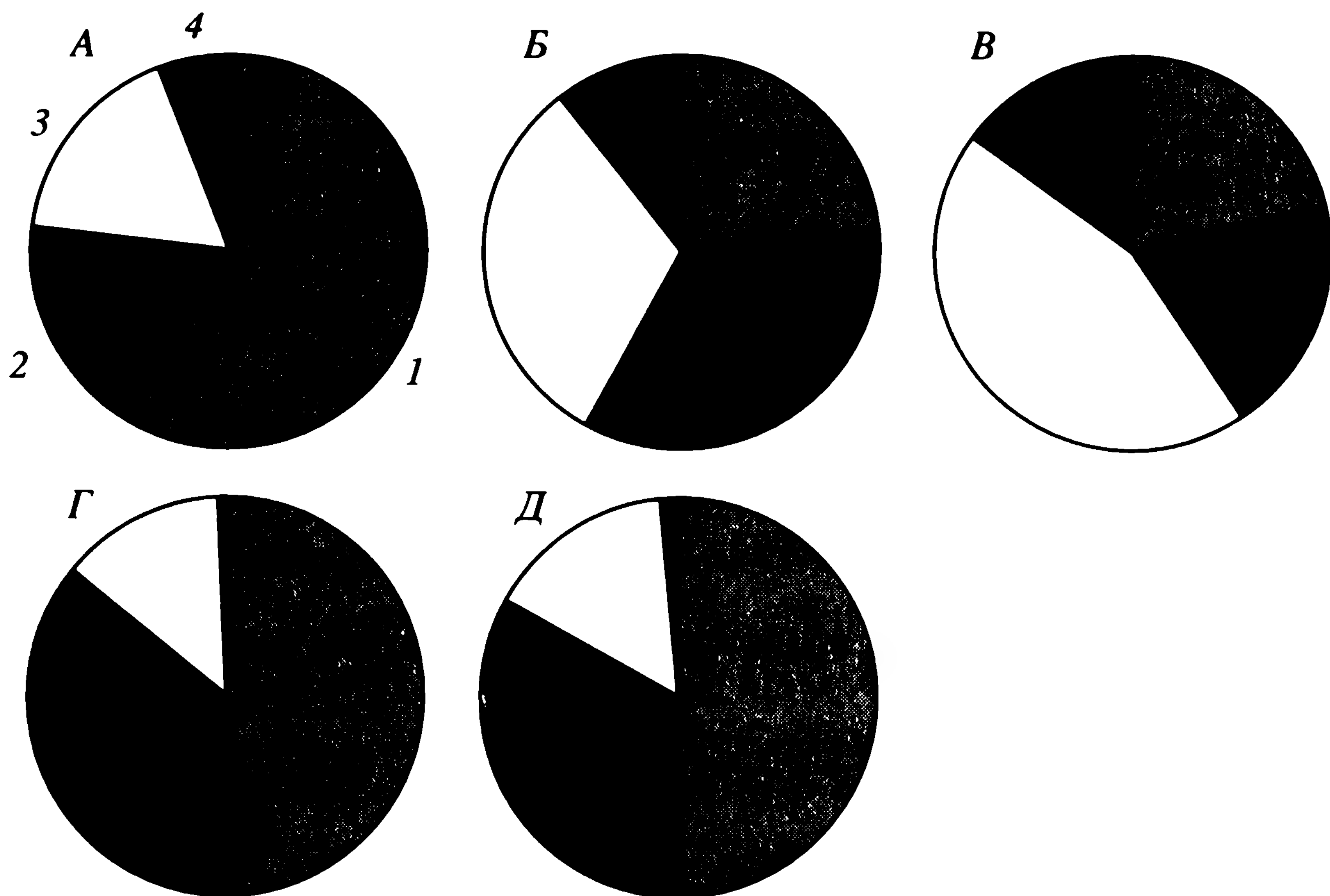


Рис. 3.2. Изменение состава древостоя (в % от СПС живых деревьев)
1 – осина, 2 – береза, 3 – ель, 4 – липа. А – первая зона до бобров, Б – первая зона в 1999 г., В – первая зона в 2001 г., Г – вторая зона в 1999 г., Д – вторая зона в 2001 г.

Из оставшихся в первой зоне деревьев первого яруса у 40% осин и 24% берез бобры повредили кору и древесину, но сами деревья не свалили. Помимо этого, у 14% берез, 25% елей и 17% лип были повреждения от падавших осиновых стволов, а у 25% елей отмечены повреждения коры лосем.

Сухостой в 1999 г. в первой зоне составлял 29% от СПС живого, но уже нарушенного бобрами древостоя, или 16% так называемого "добобрового состояния" (см. табл. 3.1).

Второй перечет показал, что спустя три года после ухода бобров в первой зоне по-прежнему продолжался процесс выпадения из древостоя осины и березы. КС осины сократилось на 41% по сравнению с предыдущим перечетом или в 7,6 раза по сравнению с "добобровой" ситуацией, а СПС сократилась в 6,7 раза. По березе при втором перечете отмечено сокращение КС на 48% по сравнению с предыдущим перечетом или в 1,9 раза по сравнению с "добобровой" ситуацией (см. табл. 3.1). После ухода бобров выпадали как частично поврежденные бобрами деревья, так и нетронутые ими. К 2001 г. выпало 70% осин категории "частично погрызенных". Но, несмотря на обилие повреждений, КС ели сократилось только на 4%, тогда как ее СПС увеличилась на 3%. Продолжалось увеличение и КС, и СПС липы.

Таблица 3.2

Изменения основных характеристик древостоя на правом берегу во второй зоне (22 площадки)

Порода	Живой древостой		Сухостой	
	1999 г.	2001 г.	1999 г.	2001 г.
Осина	309±60 / 18,87±3,86	282±57 / 18,78±4,11	73±25 / 1,86±0,83	36±21 / 1,06±0,65
Береза	364±83 / 15,98±4,39	282±72 / 12,85±3,08	118±36 / 2,60±0,89	61±41 / 1,83±0,84
Ель	336±77 / 5,50±1,50	482±82 / 6,04±1,41	55±23 / 0,73±0,36	64±28 / 0,84±0,38
Липа	36±21 / 0,28±0,17	81±34 / 0,49±0,21	Нет	Нет
Всего	1045±121 / 40,63±3,85	1127±125 / 38,16±3,69	246±37 / 5,19±0,83	191±52 / 3,72±1,03

Примечание. Числитель – КС, шт. $га^{-1}$, знаменатель – СПС, $м^2 \cdot га^{-1}$.

Изменилась и структура сухостоя. Увеличился как абсолютный (с 6,73 до 9,43 $м^2$ $га^{-1}$) так и относительный (до 56% СПС живого древостоя) показатель СПС. В 2001 г. в сухостое и по КС, и по СПС доминировала береза (см. табл. 3.1).

Таким образом, в первой зоне в результате выпадения осин и берез вследствие как прямого вывала деревьев бобрами, так и последующего разрушения "расстроенного" древостоя происходит изменение состава древостоя: увеличение доли непоедаемых бобрами пород (ели и липы), которые ранее занимали в ценозе подчиненное положение. При этом увеличение СПС, а, следовательно, и запаса (биомассы) ели происходит быстрее, чем липы (рис. 3.2, А–В).

Древостой второй зоны. Характеристика древостоя второй зоны приведена в табл. 3.2. Во второй зоне изменения в древостое происходили намного медленнее, чем в первой. Так, с 1999 по 2001 г. КС осины сократилось на 9%, березы на – 23%. Как и в первой зоне, наблюдается быстрый переход ели и липы из подроста в древостой (табл. 3.2), но пока явных изменений состава древостоя не произошло (см. рис. 3.2, Д).

Сухостоя во второй зоне было относительно немного как по абсолютному показателю (табл. 3.2), так и по относительному (13% СПС живого древостоя в 1999 г. и 10% – в 2001 г.).

Таким образом, в условиях ненарушенного первого яруса, основные характеристики древостоя изменились слабо.

Левый берег

Древостой. На левом берегу пруда осины в древостое было меньше, чем на правом. К 1999 г. из-за избирательного вывала бобрами КС и СПС осины сократились на 58 и 52% соответственно (табл. 3.3). После вывала осины КС и СПС всего древостоя сократились на 11 и 22%. Средний диаметр сгрызенных бобрами осин на левом берегу составил 39,67 ± 3,73 см (n = 9), минимальный – 22, максимальный – 51 см. Средний диаметр оставшихся – 40,80 ± 6,84 см (n = 5). Различия средних диаметров сваленных бобрами осин на левом и правом берегах достоверны (W, p = 0,03). Средний диаметр берез левого берега – 32,23 ± 2,34 см (n = 13).

На левом берегу важным фактором оказалось подтопление почв водами бобрового пруда. Уже к 1999 г. СПС сухостоя составила 85% таковой живого древостоя. До 1999 г. в сухостое и по КС, и по СПС преобладала ель, представленная на левом берегу в основном молодыми деревьями. Второй перечет показал, что после ухода бобров и частичного разрушения плотины процесс усыхания и распада древостоя даже ускорился. Прежде всего происходило сокращение КС осины и березы на 31 и 54% и менее интенсивное выпадение ели (см. табл. 3.3). Изменилась и структура сухостоя. Сухостой быстро выпадал: КС сократилось на 31%, СПС – на 18%, но его относительный показатель увеличился до 92%. По-прежнему наиболее многочисленной породой в сухостое осталась ель, но по СПС теперь доминировала береза (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Изменения основных характеристик древостоя на левом берегу (35 площадок)

Порода	Живой древостой			Сухостой	
	до бобров	1999 г.	2001 г.	1999 г.	2001 г.
Осина	80±29 / 10,87±3,83	34±17 / 5,19±2,55	23±14 / 3,92±2,24	34±15 / 4,91±2,47	29±15 / 4,59±2,37
Береза	74±20 / 6,43±2,21	74±20 / 6,43±2,21	34±15 / 3,71±1,87	80±29 / 4,45±1,70	91±31 / 5,41±1,92
Ель	257±53 / 6,71±1,73	257±53 / 6,71±1,73	229±52 / 6,29±1,71	314±55 / 6,91±1,33	183±42 / 3,73±1,09
Всего	440±79 / 25,58±5,55	394±67 / 19,90±4,02	303±63 / 15,25±3,56	446±75 / 16,93±3,37	309±61 / 13,96±3,15

Примечание. Числитель – КС, шт. · $га^{-1}$, знаменатель – СПС, $м^2 \cdot га^{-1}$.

Таким образом, на левом берегу не трофическое воздействие бобров, а сильное подтопление почв оказало решающее воздействие на изменение структуры древостоя. Быстрое усыхание древостоя и его распад начались сразу же после сооружения плотины и продолжались после ухода бобров и частичного дренирования участка.

Подрост и подлесок правого берега

Вторая зона. В условиях ненарушенного лесного полога второй зоны доминантами в подросте и подлеске как в 1999, так и в 2001 г. оставались осина, липа, рябина, ель (табл. 3.4). Общее КС к 2001 г. сократилось на 10% ($p = 0,057$). Сокращение общего КС произошло прежде всего за счет осины (на 23%) и ели (на 12%). Береза, крушина, жимолость немногочисленны, что не позволяет сделать однозначных выводов об изменении их численности.

Во второй зоне в 1999 г. лоси повредили 17% стволиков всех пород, в 2001 г. – 30% (см. табл. 3.4).

Таким образом, в условиях ненарушенного лесного полога в подросте наблюдается некоторое сокращение общего количества стволиков, но их относительное обилие остается неизменным.

Первая зона. В 1999 г. наиболее обильными были липа, рябина, осина и смородина колосковая. В 2001 г. отмечено увеличение КС подроста и подлеска на 15% ($p = 0,054$) (табл. 3.5). При этом произошла и смена доминантов: в 2001 г. наиболее многочисленными были липа, рябина, черная ольха и береза. Отметим, что КС березы увеличилось в 1,9 раза, а черной ольхи – в 2,4 раза.

Таблица 3.4

Характеристика подроста и подлеска второй зоны (стволов на 1 га, 22 площадки)

Порода	1999 г.	Повреждено лосем, %	2001 г.	Повреждено лосем, %
Осина	13091±4474	18,8	10091±3179	61,3
Липа	10273±2202	1,8	9909±4832	0
Рябина	8000±2202	40,9	8364±2544	38,0
Ель	3182±1066	Нет	2818±839	Нет
Жимолость	364±364	Нет	272±272	Нет
Крушина	182±125	50	273±199	66,7
Волчье лыко	91±91	Нет	0	Нет
Береза	0	0	91±91	Нет
Итого	35182±5629	17,1	31818±5581	30,0

Таблица 3.5

Характеристика подроста и подлеска первой зоны
(стволов на 1 га, 27 площадок)

Порода	1999 г.	Повреждено лосем, %	2001 г.	Повреждено лосем, %
Липа	9111±3200	Нет	8741±3147	Нет
Рябина	3704±1044	66	4000±1135	63,0
Смородина колосистая	2074±1857	Нет	1556±1410	Нет
Осина	1852±640	57,7	2148+747	34,5
Береза	1259±502	Нет	2370±834	6,3
Ольха черная	1259±586	17,7	2963±1132	Нет
Черемуха	741±429	70	667±465	44,4
Крушина	370±214	60	370±214	20
Ель	370±186	40	444±163	Нет
Жимолость	222±222	Нет	444±444	Нет
Роза коричная	74±74	Нет	269±296	Нет
Ива козья	74±74	Нет	444±308	Нет
Итого	21259±3756	22,0	24443±3315	15,5

Однако увеличение КС черной ольхи происходило только в 15-метровой полосе вокруг пруда, а березы – на расстоянии до 25 м.

КС рябины, осины, ели увеличилось на 8, 16 и 20% соответственно. КС липы, крушины и черемухи почти не изменилось, а все остальные породы были немногочисленными, что не позволяет сделать каких-либо однозначных выводов.

В первой зоне в 1999 г. лоси повредили 23% стволиков подроста и подлеска, в 2001 г. – 16% (см. табл. 3.5).

Таким образом, в первой зоне подроста и подлеска меньше, чем во второй, однако наблюдается увеличение КС подроста, и быстрее всех – березы и черной ольхи.

Подрост и подлесок левого берега

В 1999 г. наиболее обильными породами подроста и подлеска на левом берегу были береза, рябина, осина и крушина (табл. 3.6). При повторном перечете 2001 г. отмечено увеличение общего КС на 46% ($p = 0,086$) (см. табл. 3.6). На 12% сократилось КС рябины, на 19% – осины, на 30% – ели, но, более чем вдвое увеличилось КС березы ($p < 0,05$), в 3 раза – черной ольхи ($p = 0,05$), более чем в 2 раза – ивы. Наиболее многочисленными в 2001 г. были береза, рябина, осина и черная ольха.

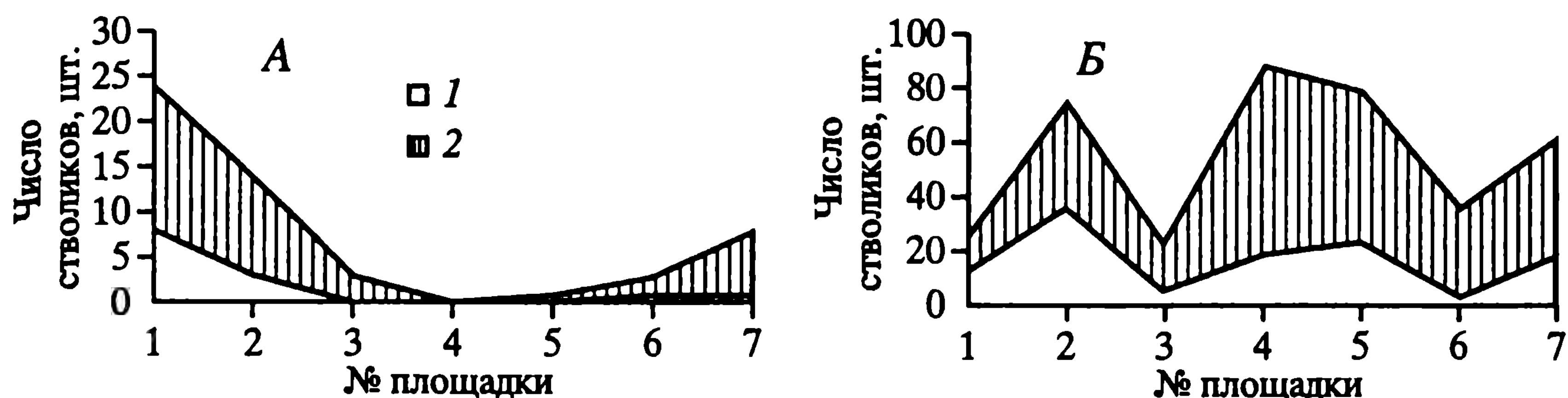


Рис. 3.3. Распределение и обилие черной ольхи (А) и березы (Б) на всех трансектах левого берега в 1999 и 2001 гг.
1 – 1999 г.; 2 – 2001 г.

На левом берегу в 1999 г. лоси повредили 28% стволиков подроста и подлеска, в 2001 г. – 17% (см. табл. 3.6).

Отметим, что быстро увеличивающие свою численность береза и черная ольха встречаются уже на всем протяжении трансект (рис. 3.3).

Таким образом, и на левом берегу условия развития подроста тоже достаточно сложные. С одной стороны, продолжается распад первого яруса, обусловленный, главным образом, подтоплением почв водами бобрового пруда, с другой стороны, сохраняется постоянная трофическая нагрузка лосей. Увеличение общего КС подроста сопровождается сокращением КС рябины, осины, ели и значительным увеличением КС березы, черной ольхи, ив.

Таблица 3.6

Характеристика подроста и подлеска на левом берегу (стволов на 1 га, 35 площадок)

Порода	1999 г.	Повреждено лосем, %	2001 г.	Повреждено, лосем, %
Береза	6857±1836	7	15257±3936*	4
Рябина	5886±2569	52	5200±2358	43
Осина	3543±935	34	2857±697	52
Крушина	1200±435	24	1257±385	14
Ольха черная	743±385	8	2286±720*	Нет
Ель	971±311	Нет	686±317	Нет
Ивы	629±383	50–86	1371±400	33–50
Смородина черная	57±57	Нет	114±114	Нет
Ольха серая	57±57	Нет	0	Нет
Итого	19943±3301	28,0	29028+4428	17

* Различия достоверны при $p < 0{,}05$.

Березняк–осинник зеленомошно-черничный

Поселение на р. Ятвине (кв. 248 Захарьинского лесничества) существует с 1993 г. Бобры выстроили плотину длиной 54 м и образовали пруд площадью 10,4 га. В поселении есть две четко выраженные "бобровые лесосеки" (на 500-метровом участке правого берега и на 300-метровом участке левого) и полоса погрызов по периметру всего пруда. Лоси слабо объедали поваленные бобрами осины. Отбор проб был проведен на правом берегу пруда. Состав насаждения 4Б4Ос1С1Е, возраст 50 лет, бонитет 1, березняк – осинник зеленомошно-черничный, тип условий местопроизрастания ВЗ, полнота 0,8, запас живого древостоя 220 $м^3$ $га^{-1}$ (Проект организации..., 1991). Высота древостоя 20–26, в среднем 22 м. Ель входит в состав первого яруса древостоя, а также формирует нечетко выраженный второй ярус высотой 8–18 м. По оценке А.А. Корчагина и М.В. Сенянинової-Корчагиной (1957), березняк–осинник зеленомошно-черничный – это временный тип леса, возникший в результате рубок и пожаров на месте ельников-зеленомошников. Этот участок занимает среднее положение как по условиям увлажнения, так и по богатству почвы элементами питания растений (Ремезов, 1955).

Перпендикулярно береговой линии р. Ятвины были заложены 9 трансект длиной 60 м. Расстояние между трансектами 50 м. Всего были заложены 54 большие круговые площадки для перечета древостоя и 162 малые для перечета подроста и подлеска. Таким образом, в пределах одной большой круговой площадки были заложены 3 малые. Увеличение количества малых круговых площадок было обусловлено куртинным расположением подроста и подлеска. Были выделены две зоны. В первую попали все площадки с бобровыми погрызами и находящиеся между ними площадки без погрызов (всего 26 больших площадок), во вторую – 28 больших площадок без бобровых погрызов (рис. 3.4).

Древостой. Характеристика живого древостоя обследованного участка р. Ятвины приведена в табл. 3.7.

Сухостоя в первой зоне было 384 ± 93 шт. $га^{-1}$ и его СПС составила 5,58 ± 1,31 $м^2$ $га^{-1}$; во второй – 193 ± 35 шт. $га^{-1}$ и 3,17 ± 0,78 $м^2 \cdot га^{-1}$; отметим, что по обоим показателям различия между зонами не были достоверными.

После семи лет кормодобывающей деятельности бобров густота древостоя сократилась на 21% (или на 354 шт. $га^{-1}$, в том числе на 315 осин и 39 берез). Осина изымалась наиболее интенсивно: ее КС и СПС сократились вдвое (см. табл. 3. 7). Изъятие

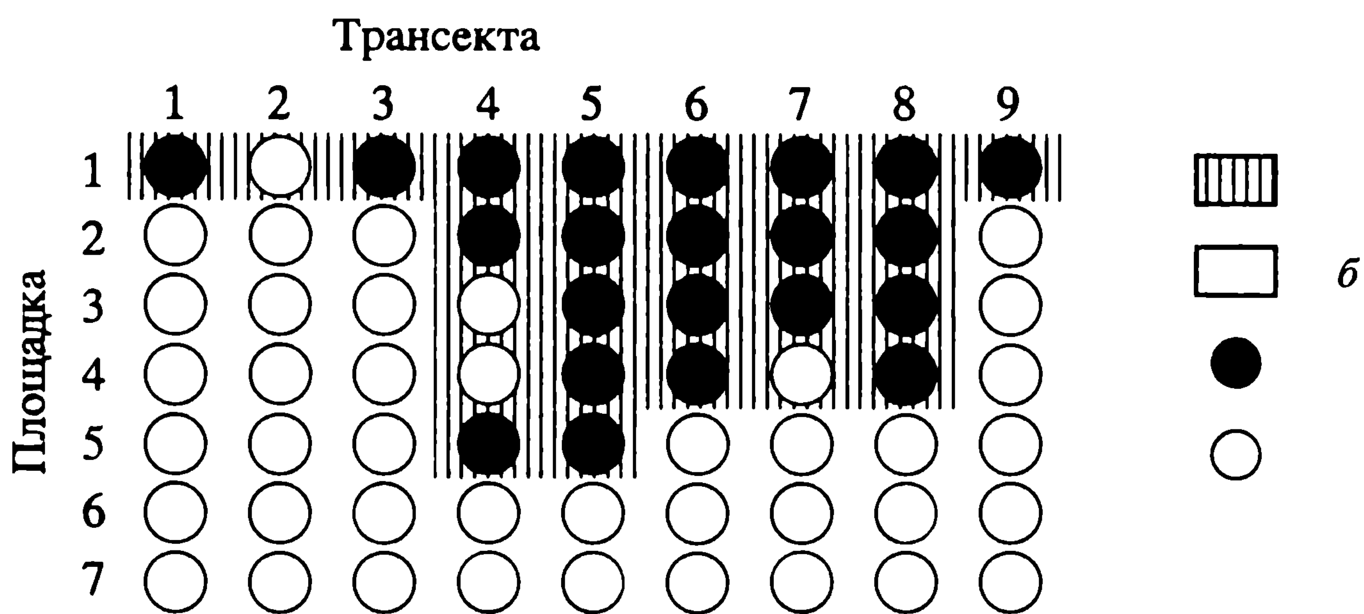


Рис. 3.4. Схема расположения пробных площадок в березняке–осиннике зеленомошно-черничном

а – зона погрызов (первая); б – зона без погрызов (вторая); в – площадки с бобровыми погрызами; г – площадки без погрызов

березы было менее интенсивным: число деревьев на 1 га сократилось на 11%, а СПС – только на 5%.

Средний диаметр сгрызенных бобрами осин в первой зоне составил 25,46 ± 1,19 см, минимальный – 12,0 см, максимальный – 46,0 см (n = 39). Из оставшихся в древостое первой зоны осин 67% относятся к категории частично поврежденных бобрами. Их средний диаметр 23,46 ± 1,32 см (n = 26). Средний диаметр нетронутых бобрами осин в первой зоне составил 24,75 ± 2,09 см (n = 12). Различия между этими тремя группами осин не были значимыми.

Средний диаметр сгрызенных бобрами берез в первой зоне составил 11,5 ± 1,50 см (n = 2). К категории частично поврежденных относится 24% из оставшихся в древостое берез со средним диаметром 18,43 ± 3,21 см (n = 7). Нетронутые бобрами березы были немного толще 18,60 ± 1,69 см (n = 30), но эти различия были недостоверными.

Другие (небобровые) повреждения деревьев были немногочисленны: в первой зоне лоси повредили кору у 3% елей и еще у 15% елей кора была ободрана падавшими древесными стволами; во второй зоне отмечено только повреждение лосями коры у 2% елей.

Таким образом, интенсивная трофическая деятельность бобров в березняке-осиннике привела к сокращению густоты древостоя, повреждению большинства оставшихся осиновых деревьев, изменению состава древостоя – осина больше не является преобладающей породой

Подрост и подлесок. Видовой состав подроста и подлеска в обеих зонах был примерно одинаков (табл. 3.8). В первой зоне подрост и подлесок были гуще, чем во второй, но эти различия не

Таблица 3.7

Основные характеристики живого древостоя бобрового поселения на р. Ятвине:
зона с бобровыми погрызами (первая) – 26 площадок,
зона без погрызов (вторая) – 28 площадок

Порода	Зона 1, до бобров (реконструкция)	Зона 1, после бобров	Зона 2
	Число стволов на 1 га		
Осина	592±86	277±63*	250±74
Береза	354±107	315±99	393±98
Ель	723±87	723±87	700±82
Сосна	39±16	39±16	86±35
Итого	1708±110	1354±114**	1429±99
	Сумма площадей сечений, $м^2$ $га^{-1}$		
Осина	30,68±4,29	14,12±3,07*	14,26±3,20
Береза	10,22±3,11	9,72±3,08	13,54±3,51
Ель	16,11±3,20	16,11±3,20	15,56±3,02
Сосна	3,94±1,63	3,94±1,63	4,74±1,82
Итого	60,95±4,73	43,89±4,38**	46,3±3,79

* Различия достоверны при $p < 0,01$.
** Различия достоверны при $p < 0,001$.

Таблица 3.8

Характеристика подроста и подлеска, интенсивности его повреждения фитофагами
на обследованном участке берега р. Ятвины

Порода	Зона 1 (78 площадок)			Зона 2 (84 площадки)		
	Всего на 1 га	Повреждены, %		Всего на 1 га	Повреждены, %	
		лосем	зайцем		лосем	зайцем
Осина	11539±1853	27,1	1,8	3667±547*	20,1	0,6
Береза	3026±1948	0,8	Нет	0		
Ель	2026±362	1,3	"	4786±518*	Нет	Нет
Рябина	2846±787	26,1	0,9	3881±665	25,2	0,6
Черемуха	179±98	11,4	Нет	833±303	Нет	Нет
Можжевельник	51±51	Нет	"	71+53	"	"
Итого	19667±2578	19,9	1,2	13238±1167	14,0	1,0

* Различия достоверны при $p < 0,001$.
Примечание. Повреждения, % общего числа учтенных стволиков.

были достоверными (см. табл. 3.8). В первой зоне в подросте было достоверно ($p < 0,001$) больше осины, во второй зоне отсутствовала береза, но было достоверно ($p < 0,001$) больше ели. Прочих пород было несколько больше во второй зоне, но эти различия не были значимыми (табл. 3.8).

В первой зоне от подтопления водами пруда погибло некоторое количество елей, растущих по кромке воды или по микропонижениям, но в полосе шириной до 10 м стала активно заселяться береза. Отметим, что многочисленные в первой зоне осины представлены стволами высотой не более 1 м, березы – до 0,5 м, и только ель в подросте представлена всем спектром высот.

Бобры подрост и подлесок не повреждали, несмотря на то, что осина была довольно многочисленна. Интенсивность повреждений подроста и подлеска зайцем-беляком очень мала и примерно одинакова в обеих зонах (табл. 3.8).

Таким образом, в подросте первой зоны по сравнению со второй отмечается быстрое увеличение КС осины и вселение березы.

Березняк травяно-сфагновый

Поселение расположено в истоке р. Искры, возле озера Искрецкого (кв. 20, Коротовское лесничество). Бобры обитают с 1990 г. и занимают территорию длиной 800 м верхнего течения реки. Периодически они строили плотины, которые только поддерживали уровень воды в русле и часто разрушались при паводках. Здесь главным и единственным древесно-кустарниковым кормом бобров служит береза. На правом берегу речки березняк травяно-сфагновый занимает полосу шириной до 15–30 м, левый берег представляет собой типичное верховое болото с сосняком сфагновым. Ранее березняк выгорал и подвергался рубкам. Высота древостоя 11–14 м. Состав 10Б+С. Поскольку древостой представлен относительно невысокими и тонкими стволами, то пришлось (1) сократить расстояние между трансектами до 30 м, (2) ввести другой формальный критерий разделения древостоя и подроста/подлеска: к древостою относили все стволы диаметром >4 см на высоте бобровых погрызов (30–40 см над землей), к подросту и подлеску – < 4 см. Этот участок занимает крайнее положение по условиям увлажнения и среднее (между черноольшаниками и сфагновыми сосняками) по богатству элементами питания (Ремезов, 1955). Здесь была заложена 21 трансекта длиной 20 м и на них 37 сдвоенных круговых площадок (т.е. в каждой точке – одна большая и одна маленькая). В этом поселении одинаково хорошо освещены как незатронутые бобрами участки, так и уча-

Таблица 3.9

Характеристика живого древостоя в бобровом поселении на р. Искре

Порода	До бобров	После бобров
	Число стволов на 1 га	
Береза	5351 ± 304	3449 ± 260*
Сосна	43 ± 21	43 ± 21
Итого	5394 ± 300	3492 ± 257*
	Сумма площадей сечений, $м^2 \cdot га^{-1}$	
Береза	35.22 ± 2.27	25.41 ± 1.89*
Сосна	0.66 ± 0.36	0.66 ± 0.36
Итого	35.88 ± 2.19	26.07 ± 1.82*

* Различия достоверны при $p < 0{,}001$.

Таблица 3.10

Распределение деревьев березы по ступеням толщины (в % общего числа деревьев) в поселении на р. Искре

Ступени толщины, см	Полностью сгрызанные ($n = 352$)	Все деревья до бобров ($n = 990$)	Ступени толщины, см	Полностью сгрызанные ($n = 352$)	Все деревья до бобров ($n = 990$)
≤ 5	14,49	9,09	10	8,52	12,83
6	28,97	18,79	11	3,98	6,16
7	15,06	12,32	12	4,83	7,68
8	12,22	13,64	13	2,27	4,75
9	6,53	8,69	≥ 14	3,13	6,05

стки с бобровыми погрызами, поэтому “добобровое” состояние подроста и подлеска было получено суммированием сгрызенных бобрами и оставшихся нетронутыми стволиков.

Древостой. Характеристика живого древостоя обследованного участка р. Искры приведена в табл. 3.9. Сухостоя было учтено довольно много: 1730 ± 232 шт. $га^{-1}$ и его СПС составила 14,68 ± 2,04 $м^2$ $га^{-1}$. Так же, как и в живом древостое, в сухостое преобладала береза.

В результате деятельности бобров произошло достоверное ($p < 0{,}001$) сокращение общей густоты древостоя на 35% (1902 шт. $га^{-1}$) и суммы площадей сечений на 27% (табл. 3.9). Все изменения произошли исключительно за счет березы, сосну бобры не валили. Из оставшихся в древостое берез 38% деревьев относятся к категории частично поврежденных бобрами. Среди сухостоя 40% берез также были частично повреждены бобрами, т.е. засохли уже после того, как их повредили бобры. Значительная густота древостоя и примерно равная удаленность берез от

Таблица 3.11

Характеристика подроста и подлеска в бобровом поселении на р. Искре

Порода	Число стволиков на 1 га	
	до бобров	после бобров
Береза	10108 ± 1804	8811 ± 1771*
Ива	162 ± 91	162 ± 91
Крушина	4973 ± 1122	4973 ± 1122
Сосна	432 ± 330	432 ± 330
Итого	15676 ± 2398	14378 ± 2363*

* Различия достоверны при $p < 0{,}01$.

кромки воды (не далее 20 м) позволяет сравнить распределение по ступеням толщины всех берез древостоя и деревьев, сваленных бобрами (табл.3. 10).

Результаты такого сравнения показывают, что бобры были избирательны ($\chi^2 = 17{,}457$; $p < 0{,}05$) по отношению к размерам подгрызаемых берез: они явно предпочитали более тонкие деревья диаметром до 7 см и менее охотно грызли деревья толще 10 см (см. табл. 3.10).

Подрост и подлесок. Характеристика подроста и подлеска приведена в табл. 3.11. Трофическое воздействие бобров привело к достоверному ($p < 0{,}01$) сокращению густоты подроста, что произошло вследствие подгрызания бобрами березы. Еще 12% стволиков березы относятся к категории “частично поврежденных” бобрами. Ива была немногочисленна, но ее активно объедали лоси (67% общего количества стволиков). Зайцы объели только 1% берез в подросте.

Крушина входит в список кормовых растений бобра, но столь редко употребляется в пищу, что ее можно и не считать кормовым объектом (Шилов, 1952).

Таким образом, интенсивная трофическая деятельность бобров в березняке травяно-сфагновом привела к избирательному изъятию более тонких деревьев, увеличению количества сухостоя и изъятию некоторого количества стволиков березы в подросте.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ БОБРАМИ ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ КОРМОВ

Ареал бобров (*Castor fiber* и *C. canadensis*) простирается от лесотундры до субтропиков (Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986; Novak, 1987). По всему ареалу бобры используют в пищу широ-

кий диапазон травянистых растений, деревьев и кустарников, но оказывают явное предпочтение небольшому количеству видов. М.Н. Бородина (1956) отмечала, что "...каждая бобровая семья на протяжении всей своей оседлой жизни использует для питания только сравнительно небольшое число растений, состав которых определяется наличием и обилием их в занимаемом участке".

И.А. Шилов (1952) следующим образом охарактеризовал изменения кормового предпочтения бобров: набор основных кормов бобров показывает значительную географическую изменчивость; во всех районах предпочитаемыми кормами остаются ивовые и тополевые; переход бобров на питание березой в северных районах определяется недостатком излюбленных кормовых растений.

При кормодобывании бобры имеют центральное место кормежки (хатка, нора, кромка воды), по мере удаления от которого кормовое предпочтение определяется не только видом дерева/кустарника, но и его размерами, удаленностью, энергетическими затратами на подгрызание и транспортировку корма к воде (Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983; Fryxell, Doucet, 1991; McGinley, Whitham, 1985). Наши данные по осине в обоих бобровых поселениях не показывают такой избирательности. Статистически значимыми были только различия среднего диаметра сгрызенных бобрами осин на правом и левом берегах пруда в кв. 162. На левом берегу бобры подгрызали более толстые деревья осин вследствие меньших возможностей выбора – в древостое левого берега осин почти в три раза меньше, чем на правом берегу. Кроме того, на левом берегу, бобры перемещались по каналу, проложенному между трансектами 9 и 10, и не отходили так далеко от воды, как они это делали на правом. В обоих поселениях отсутствуют статистически значимые различия между диаметрами сгрызенных и оставшихся осин. В осинниках размерный состав древостоя может не иметь для бобров большого значения, а размерная избирательность хотя и есть, но слабо выражена (Hall, 1960). Отсутствие размерной избирательности объясняется и сокращением общего количества доступных бобрам ресурсов кормов и ограничением самой возможности выбора.

Осина – основное и наиболее предпочитаемое кормовое растение как европейских, так и канадских бобров (Жарков, Соколов, 1967; Jenkins, Busher, 1979; Novak, 1987). Если осина столь предпочитаема, то почему бобры в осиннике липовом (кв. 162) не подгрызали осин далее 50 м от берега пруда? Во второй зоне было немного меньше осины, чем в первой, к моменту появления бобров, но все же в 4 раза больше, чем оставалось к 1999 г., когда бобры забросили этот пруд. Средний диаметр осин второй зо-

ны не имел значимых различий от такового в первой зоне, и тем не менее бобры не увеличили ширины зоны заготовки кормов. Можно предположить наличие, по меньшей мере, трех возможных вариантов ответа на этот вопрос: 1) расширение зоны заготовки кормов было невыгодно для бобров по энергетическим соображениям; 2) у бобров существует определенный стереотип кормодобывающего поведения; 3) проявилась регулирующая роль хищников. Рассмотрим все эти варианты.

М.Н. Бородина (1956) отмечала, что бобры используют на корм в среднем 27.3% всей массы сваленных и поврежденных деревьев, и для отдельных пород эта величина колеблется от 16 до 50%. С. Дженкинс (Jenkins, 1980), по данным Алдуса (Aldous, 1938), составил уравнение регрессии количества использованной бобрами коры в зависимости от диаметра сваленных осин. Согласно этим данным, от деревьев диаметром более 20 см бобры используют менее 30% коры, при этом, чем больше диаметр дерева, тем меньше коры используется.

Аналогичные результаты получили М.Г. Дворников и Н.П. Дворникова (1986). По их подсчетам, при кормежке бобров в насаждениях с доминированием осины в отход уходило в 6,1 раза больше биомассы, чем потреблялось в пищу. В обоих наших поселениях (и в Ятвине, и в кв. 162) осиновые деревья были довольно крупные (средний диаметр сгрызенных 25,46 и 29,80 см соответственно), с относительно небольшим запасом реально доступного корма. Время “разделки” осин увеличивается по мере увеличения их диаметра (Fryxell, Doucet, 1991). На удалении от пруда бобры готовят корма в условиях достаточно жестких временных и энергетических ограничений. По мере увеличения диаметра осинового ствола выгода увеличивается только до некоторого критического значения, а затем снижается (Fryxell, Doucet, 1991). Поэтому, чем моложе насаждения, тем эффективнее бобры их используют. В средневозрастных осинниках диаметром 14–20 см количество частично подгрызенных деревьев примерно в 10 раз больше, чем в молодых осинниках диаметром 8–12 см (Бородина, 1956). В нашем случае бобры кормились на довольно крупных и наименее выгодных по соотношению затрат на обработку (подгрызание и разделка) и полученной энергии осинах. По мере увеличения времени “разделки” осины увеличивается и вероятность того, что эта осина будет обглодана не бобрами, а лосями. И мы это наблюдали в кв. 162 в течение нескольких лет, именно в период активной “валки” осин бобрами. Бобры сами привлекли лосей, создав для них “кормовое пятно” сваленных осин. Лоси, обгладывая “бобровые” осины, снижали эффективность кормодобывающих действий бобров, а на удалении от пруда сводили ее к нулю.

В литературе встречаются сведения о дальних наземных переходах бобров за осиной на 60–188 м (Northcott, 1971; Горшков и др., 2001). Но, во-первых, такие переходы редки; во-вторых, они отмечены в условиях, когда осина не была основой древесно-кустарниковых кормов. На Ньюфаундленде основу кормов бобров составляли ольха (*Alnus rugosa* и *A. crispa*) и макрофиты (*Nuphar variegatum* и *N. microphyllum*) (Northcott, 1971)., а в Волжско-Камском заповеднике – ивы и березы (Горшков и др., 2001). В таких ситуациях дальние вылазки за осиной могут быть обусловлены не необходимостью восполнения энергетического баланса животного, а получением дефицитных элементов питания и микроэлементов. Аналогично вели себя бобры в Нидерландах, когда в условиях сверхобилия ив они избирательно потребляли другие, неивовые виды деревьев и кустарников как вблизи хаток, так и на значительном удалении (Nolet et al., 1994). Таким образом, не общий дефицит кормов, а несбалансированность рациона питания могли быть причиной дальних перемещений бобров.

Возможно, что перемещения бобров на суше были ограничены и стереотипом кормодобывающего поведения. На это указывают некоторые результаты опытов Дж. Фрайкселла (Fryxell, 1992). На первой стадии опытов, когда пищевые ресурсы равномерно распределены по площади, затраты времени на единицу площади, количество сгрызенных ветвей на единицу площади и пространственная избирательность линейно снижались по мере увеличения расстояния от бобрового жилища. Когда ресурсы вблизи истощились, изменилось только количество погрызов на единицу площади – их стало больше на удалении. Но бобры почти не изменили характера своих перемещений: по-прежнему они тратили большую часть времени на поиск кормов в ближней 10-метровой зоне, чем на удалении в 40–50 м (рис. 2 из: Fryxell, Doucet, 1991). Ю. В. Дьяков (1975) приводит сведения об удаленности от воды мест заготовок древесно-кустарниковых кормов в 155 поселениях Хоперского заповедника: на удалении более 15 м корма готовили только бобры 10 поселений (6,5%). Дальние наземные переходы бобров встречаются нечасто даже в условиях истощения предпочитаемых кормов и в отсутствие хищников, как, например это отмечено для бобровой популяции штата Нью-Йорк (Müller-Schwarze, Schulte, 1999). Здесь в большинстве поселений тропы короткие и расположены вокруг пруда, их средняя длина 31 м (от 15,5 до 72,9 м. И только в некоторых специфичных местах в поселениях есть только одна тропа длиной от 65,3–201,0 м. Проложены такие тропы на крутых склонах и ведут в осинники (Müller-Schwarze, Schulte, 1999). Длинные тропы на крутых склонах дают бобрам два преимущества: меньшую опас-

ность подвергнуться нападению хищника и меньшие затраты на транспортировку сгрызенных ветвей вниз по склону.

Наконец, бобры не могут увеличить свои наземные перемещения, поскольку увеличивается риск подвергнуться нападению хищников. Отмечены факты гибели бобров от самых разнообразных наземных хищников, но и в Старом, и в Новом Свете, главным врагом бобра является волк (*Canis lupus* L.) (Дьяков, 1975; Novak, 1987). Регулирующая роль хищников может проявиться не только в изъятии некоторого количества бобров, но и в выработке у бобров адекватной реакции на сам факт постоянного наличия хищника в прибрежной зоне. В полевых экспериментах и канадский, и европейский бобры не подгрызали растений с нанесенными на них запахами разных наземных хищников (Müller-Schwarze, Sun, 2003). Результаты других полевых экспериментов и моделирования показывают, что кормодобывающее поведение бобров нельзя предсказать только лишь на основе стратегии получения максимальной энергетической выгоды или стратегии минимального риска нападения хищника (Basey, Jenkins, 1995). По-видимому, в реальных условиях бобры всегда выбирают компромисс между этими двумя стратегиями. Расстояние, на котором канадский бобр может обнаружить хищника, в среднем 15,64 ± 6,97 м (от 8,67 до 22,31 м) (Basey, Jenkins, 1995). Следовательно, бобры, отошедшие на 40–50 м от воды, рискуют вообще не обнаружить хищника, оказавшегося между ними и берегом пруда (реки), а у хищника в такой ситуации есть возможность блокировать возвращение бобра к воде. Шансы бобра на спасение в такой ситуации близки к нулю. Возможно, что в ходе эволюции имели больше шансов на выживание бобры, отходящие от воды на расстояние, не превышающее их возможностей по обнаружению хищника.

Скорость потребления осины бобрами зависит как от количества бобров в поселении, так и от запасов осины: чем больше запас, тем интенсивнее он расходуется (Hall, 1960). Ежегодно бобры могут изымать до 13,0–27,7% доступного им общего запаса древостоя в осиннике (Дворников, Дворникова, 1986; Соловьев, 1991). В наших условиях, за 5 лет активного кормодобывания, СПС древостоев вокруг всего бобрового пруда в кв. 162 сократилась на 26%, а на р. Ятвине за 7 лет – на 38%. Эти данные вполне согласуются с результатами, полученными на двух бобровых прудах в Миннесоте, где в течение 4 и 6 лет кормодобывания канадских бобров произошло сокращение СПС на 20 и 43% (Johnston, Naiman, 1990). Таким образом, интенсивность разрушения осинового древостоя на наших объектах вполне характерна для среднего бобрового поселения в осинниках.

Береза занимает в рационе бобров особое место. Удельный вес березы более заметен в питании бобров северных популяций (Дьяков, 1975), но и в средней полосе при отсутствии осины береза может играть первостепенную роль в осенне-зимнем питании бобров (Соловьев, 1964).

Во всех трех обследованных нами поселениях бобры демонстрировали четко выраженную размерную избирательность по отношению к березе. Так, в кв. 162 они совсем не валили берез из-за их крупных размеров. В первой зоне правого берега средний диаметр берез был 24,05 ± 2,34, на левом берегу – 32,23 ± 2,34 см. На р. Ятвине неподгрызенные бобрами березы были толще (средний диаметр 18,60 ± 1,69 см), чем частично поврежденные (18,43 ± 3,21) или сгрызенные (11,50 ± 1,50). Однако эти различия еще не были достоверными. И, наконец, на р. Искре, в березняке травяно-сфагновом, бобры оказывали статистически значимое предпочтение березам с диаметром ствола до 7 см и менее охотно грызли березы толще 10 см (см. табл. 3.10). Предпочтение более тонких берез отмечалось и ранее. Так, в Лапландском заповеднике 95% сгрызенных бобрами берез были диаметром до 20 см (Семенов-Тян-Шанский, 1938), а по более свежим данным, 81% сгрызенных берез были толщиной 2–6 см (Катаев, Брагин, 1986). Если пересчитать данные В.Я. Каньшиева (1983, табл. 6), то и в его случае бобры оказывали предпочтение березам с толщиной ствола 12 см и менее (χ^2, $p < 0{,}001$). Калорийность коры березы (по содержанию переваримой энергии в ккал/кг) даже выше, чем осиновой коры (Зарипов, Юшина, 1976). Но, по-видимому, сам процесс подгрызания и "разделки" крупных березовых стволов требует от бобров столь больших энергетических затрат, что бобры предпочитают валить более тонкие деревья. Эксперименты (Fryxell, Doucet, 1991) показывают, что затраты времени на заготовку корма могут быть важным фактором, определяющим избирательность бобров по отношению к размеру стволов.

За 10 лет непрерывного обитания бобров в березняке травяно-сфагновом отмечено достоверное ($p < 0{,}001$) сокращение густоты древостоя на 35% и СПС на 27%. Скорость потребления бобрами березы зависит от нескольких факторов. Прежде всего в пересчете на одного бобра в березняках изымается и потребляется меньше древесно-веточных кормов, чем в осинниках; неиспользуемая масса кормов в березняках ниже, чем в осинниках, и в среднем составляет 13,6% количества изъятых бобрами кормов; наконец, в поселениях с развитой водно-болотной растительностью древесно-веточных кормов потребляется меньше (Дворников, Дворникова, 1986). Непрерывное десятилетнее оби-

тание бобров в березняке травяно-сфагновом стало возможным в силу удачного сочетания двух важных факторов: густого березового древостоя, представленного молодыми деревьями оптимального размера, и хорошо развитой водно-болотной растительности.

СУКЦЕССИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ БОБРОВ

Сукцессионные изменения, обусловленные деятельностью бобров, подробно рассмотрим на примере поселения в кв. 162, поскольку здесь мы можем наблюдать конечный результат деятельности бобров после первого цикла их обитания.

Прежде всего отметим, что образованный бобрами прорыв лесного полога на правом берегу достаточно большой – 3,5 га. Прорывы лесного полога, размеры которых больше величины высоты древостоя, относятся к большим "окнам" и смена растительности в таких прорывах происходит достаточно сложно (Георгиевский, 1992). Нарушения, вызванные кормодобывающей деятельностью бобров на правом берегу, значительны, поскольку воздействию подверглась доминирующая в древостое порода – осина. По сути дела бобры разрушили первый ярус. После бобров остался "расстроенный" древостой, в котором было достаточно много поврежденных деревьев. Поэтому не удивительно, что процесс распада первого яруса продолжался и после ухода бобров. Кроме того, этот процесс продолжался на фоне сохраняющего подтопления почв водами бобрового пруда.

Кормодобывающая деятельность бобров значительно ускорила процесс смены осины и березы подрастающими елями и липами. Это особенно заметно при сравнении изменений породного состава в первой и второй зонах (рис. см. 3.2). Во второй зоне процесс смены осины и березы также наблюдается, но идет он со скоростью намного меньшей, чем в первой. Бобры опосредованно повлияли даже на непоедаемые ель и липу. Половина елей в первой зоне повреждена либо падавшими осиновыми стволами, либо лосями, которых, опять же, привлекли бобры, создав для них "кормовое пятно" сваленных осин. Известно, что лоси сильнее всего повреждают ель в лучших условиях произрастания, выбирают лучшие экземпляры, максимальное количество повреждений приходится на деревья диаметром 12–16 см (Смирнов, 1987), т.е. интенсивное повреждение лосями елей в первой зоне процесс закономерный. Это подтверждают и эксперименты по частичной или полной вырубке лиственных пород с сохранением

тонкомера и подроста ели. После проведения таких рубок лоси наносили елям особенно сильные повреждения, несмотря на обилие поваленных осиновых стволов (Смирнов, 1987). Через поврежденные участки коры проникают насекомые-вредители, происходит заражение комлевой и стволовыми гнилями, нарушается механическая прочность древесины, чему способствуют и насекомые, и дятлы, и в результате при сильных ветрах ели ломаются в области погрыза (Смирнов, 1987). Таким образом, на "бобровой лесосеке" в осиннике липовом некоторое (пока незначительное и статистически незначимое) сокращение КС елей в первой зоне уже наблюдается и можно ожидать дальнейшего выпадения елей.

Анализ литературы показал, что последствия кормодобывающей деятельности бобров для растительных сообществ могут быть самыми разнообразными. Бобры могут как поддерживать сообщества на более ранних сукцессионных стадиях (Gill, 1972), так и ускорять сукцессию, в результате чего определенные преимущества получают субклимаксные или климаксные виды, непоедаемые лиственные или медленно растущие хвойные породы (Novak, 1987; Barnes, Dibble, 1988; Johnston, Naiman, 1990; Николаев, 1997; Donkor, Frixell, 1999, 2000).

Осинник липовый – это временный тип леса, возникший в результате рубок на месте коренных сложных еловых лесов (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). Основные процессы, происходящие в сложных лесах Дарвинского заповедника вне зоны действия бобров, подробно рассмотрел В.С. Писанов (1995, 1996). За 45-летний период наблюдений произошло значительное изменение состава древостоя. Доля основных лесообразующих пород ели и осины снизилась, липа вышла в первый ярус. Относительная полнота снизилась с 1,00–1,31 до 0,70–0,44, произошло изреживание древостоев, сокращение запаса живого древостоя и увеличение запаса валежа. Прервался кругооборот поколений ели и осины, в подлеске отмечено абсолютное господство липы и вытеснение других пород. В результате, сформировались новые для заповедника елово-липовые леса.

Лесное сообщество, образовавшееся в результате деятельности бобров на правом берегу пруда кв. 162, вполне соответствует этой характеристике: в первом ярусе наряду с елью появляется липа и участие пород примерно равное. Если учесть изменения подроста и подлеска (см. ниже), то в дальнейшем можно ожидать выход в первый ярус черной ольхи и березы в 20-метровой зоне вокруг пруда. Таким образом, наблюдается значительное ускорение сукцессионных смен: бобры за несколько лет сделали то, на что требуются десятилетия.

Образование нового сообщества на левом берегу пруда в кв. 162 произошло в результате сочетания сразу двух факторов: избирательного кормодобывания бобров и изменения гидрологического режима почв после сооружения плотины. При этом если кормодобывание было кратковременным и пространственно локализованным, то подтопление почв оказало много большее и продолжительное воздействие. Бобровые пруды способствуют накоплению воды в водосборном бассейне, причем на речной поток влияют не только действующие бобровые плотины, но и разрушающиеся (Woo, Waddington, 1990), а быстрое разрушение бобровых плотин дренирует пруды только поверхностно, не восстанавливая прежнего "добобрового" состояния почв и грунтов (Wilde et al., 1950).

Некоторое представление об объеме накопленной одной плотиной воды дают результаты наблюдений в Баварии (Zahner, 2001). После заселения водотока бобрами и сооружения плотины уровень грунтовых вод поднялся с 1,5 см от поверхности почвы до 50 см на расстоянии до 100 м от пруда. Подтопленными оказались 30 га леса. После разрушения плотины понадобилось 13 месяцев для возврата грунтовых вод к прежнему состоянию. В результате работы бобровой плотины на этом участке было дополнительно накоплено 84 млн л воды (Zahner, 2001). Если одна плотина может накопить столь значительное количество воды, то кумулятивное действие каскадов плотин может сохраняться в ландшафте десятилетия. Ремиллард с соавторами (Remillard et al., 1987) для *C. canadensis* проанализировал динамику растительности бобровых "пятен" по серии аэрофотоснимков за 40 лет. Смена растительных сообществ в бобровом "пятне" (пруд и окружающие его угодья на расстоянии до 100 м) определялась флуктуациями уровня воды, связанными с оставлением и повторным заселением данного участка бобрами. Причем, однажды нарушенный бобрами лес больше не восстанавливался, поскольку повторные вселения бобров, происходящие через 10–30 лет, поддерживали бобровое "пятно" в состоянии динамического равновесия (Remillard et al., 1987). Аналогичные результаты за 63-летний период получены в Миннесоте (США) (Naiman et al., 1994). Несмотря на то, что бобры периодически забрасывали пруды, и пруды дренировались, восстановления разрушенного лесного покрова так и не произошло ни на одном из прудов. Все бобровые пруды остались четко выраженными биофизическими "пятнами", отличающимися от окружающей растительности (Naiman et al., 1994).

Поэтому наблюдающийся распад древостоя на левом берегу пруда в кв. 162 и увеличение абсолютного и относительного ко-

личества сухостоя вполне закономерны. Очевидно также, что усыхание древостоя левого берега происходит в соответствии с общими закономерностями вторичного заболачивания лесов. “Процесс вторичного разрушения древостоя при прогрессивном заболачивании вначале характеризуется усыханием значительного количества угнетенных, преимущественно мелких деревьев, а затем усыханием большинства деревьев во всех ступенях толщины, при полной гибели более крупных деревьев. Дольше всех остаются живыми деревья тонкомерных и средних ступеней толщины” (Вомперский, 1968). Если вначале на левом берегу активнее усыхали тонкомерные ели, то затем наблюдалось активное усыхание и выпадение крупных деревьев осины и березы (см. табл. 3.3).

Березняк–осинник. Ситуация несколько проще, чем в кв. 162, поскольку размер образовавшегося прорыва меньше, подтопление выражено слабее, трофическая нагрузка лосей слабая, бобры еще не использовали всех доступных им кормов.

Образованный бобрами прорыв лесного полога березняка–осинника зеленомошно-черничного по своим размерам близок к среднему размеру ветровальных окон в южнотаежных ельниках (0,35 га). Развитие растительности в таких окнах зависит от количества и состояния елового подроста. Если ели довольно много и она в хорошем состоянии, то уже к 40 годам ель обычно обгоняет лиственные породы (Георгиевский, 1992). До появления бобров ель была доминантом по численности в первой зоне, но по СПС осина превосходила ель почти вдвое (см. табл. 3.7). После того, как бобры вдвое сократили количество осин в древостое, ель стала доминантом и по СПС. Очевидно, что выпадение осины из древостоя будет продолжаться, даже без дальнейшего подгрызания деревьев бобрами. Об этом свидетельствует высокая доля частично поврежденных бобрами осин 67%. Некоторое количество наиболее тонких берез также может быть свалено бобрами. Учитывая, что доли елей с повреждениями ствола от падавших осиновых стволов (11,24%) и поврежденных лосями (2,25%) относительно невелики, то можно сделать вывод о том, что в результате избирательного изъятия бобрами осины, очевидные преимущества уже получила ель.

Со временем, после выпадения из первого яруса осины и березы, смена пород произошла бы и без вмешательства бобров. Березняк–осинник – временный тип леса, возникший на месте ельников-зеленомошников после рубок и пожаров (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957).

Повышение уровня грунтовых вод после сооружения бобровых плотин не всегда столь губительно для прибрежных лесов,

как это наблюдалось на левом берегу пруда кв. 162. Известны случаи увеличения прироста древостоев по берегам бобровых прудов (Балодис, 1990) и даже его снижения после разрушения бобровых плотин и понижения уровня грунтовых вод (Wilde et al., 1950). В березняке–осиннике значимым фактором могло бы быть подтопление почв после сооружения бобровой плотины, однако пока сухостой составляет только 12% суммы площадей сечений живого древостоя в первой зоне и 9% – во второй, следовательно, резкого ухудшения гидрорежима почв пока не произошло.

Таким образом, избирательно изымая осину и березу из первого яруса древостоя в березняке–осиннике, бобры также ускорили процесс естественной смены пород.

В березняке травяно-сфагновом трофическая деятельность бобров была довольно интенсивной, но выражалась она в избирательном изъятии более тонких деревьев. В конечном итоге сформируется березовый древостой с энергетически невыгодными для бобров размерными характеристиками. При этом какого-либо вытеснения березы другой породой ожидать не приходится, поскольку в этих условиях из древесных пород способна расти только береза.

ЛЕСОВОССТАНОВЛЕНИЕ НА БОБРОВЫХ “ВЫРУБКАХ”

В березняке травяно-сфагновом бобры активно подгрызали подрост березы. Но это не повлияло на соотношение пород: в подлеске береза осталась явным доминантом, на втором месте – крушина (см. табл. 3.11). В специфичных условиях березняка травяно-сфагнового нет другой древесной породы, которая могла бы получить значимые преимущества в результате деятельности бобров. Смены в этом местообитании будут происходить не между разными древесными породами или типами леса, а между возрастными группами все той же березы.

В березняке–осиннике бобры значительно изменили условия освещения, в результате чего наблюдается быстрая реакция видов-эксплерентов: увеличение более чем в три раза числа стволиков осины и появление сеянцев березы (см. табл. 3.8). Бобры подрост и подлесок не повреждали, несмотря на обилие осины. Экспериментально показано (Basey et al., 1990), что канадские бобры избегают употреблять в пищу корневые отпрыски у ранее сгрызенных ими *Populus tremuloides*, поскольку в отпрысках резко повышена концентрация вторичных метаболитов растения, вырабатываемых для защиты от фитофагов. Учитывая, что все осины

в первой зоне березняка–осинника представлены именно корневыми отпрысками, весьма вероятно, что подобного рода ограничения существуют и у речного бобра.

В ряде работ высказывались предположения, что бобры могут способствовать возобновлению кормовых пород, увеличивая освещенность лесного яруса (Ritche, 1989; Pastor, Naiman, 1992), но прямые наблюдения за динамикой растительности на бобровых "вырубках" показывают обратную картину. Так, М.Н. Бородина (1956, 1960) не наблюдала сильного и жизнеспособного возобновления осины на бобровых "вырубках" в бассейне р. Оки. В Воронежском заповеднике, даже однократное использование прибрежных осиновых древостоев может наполовину сократить общие запасы кормов в прибрежной зоне. Качественный состав пород характеризуется почти полным исключением осины и заменой ее второстепенными, преимущественно подлесочными породами. Четырехлетние наблюдения на бобровых "вырубках" показывают неудовлетворительное возобновление осины: преобладают побеги осины 1–3-летнего возраста, и более старые на 100% повреждены самими бобрами или копытными (Николаев, 1997). В Ильменском заповеднике восстановление осины и повторное заселение бобров отмечены только на двух бобровых "вырубках". Лоси, использующие осиновые молодняки на бобровых "вырубках" в качестве кормовых *стаций*, вот главная причина неудовлетворительного восстановления осины. Они ежегодно потребляют до 7,9% годичного прироста осины, а с учетом механического воздействия, когда отчуждается в 3,5 раза больше фитомассы, чем при потреблении, общие масштабы ежегодного отчуждения фитомассы копытными на бобровых "вырубках" доходят до 35,5% годичного прироста (Дворников, Дворникова, 1986).

Таким образом, из основных лесообразующих пород на бобровой "вырубке" в березняке–осиннике хорошие перспективы только у ели. На ранних стадиях роста лиственные породы, при многократном повреждении побегов лосями, быстро теряют прирост в высоту. Медленно растущие ели в таком случае получают преимущество перед лиственными породами, кроме того, для ели создается оптимальный световой режим (Смирнов, 1987). Образованный бобрами прорыв лесного полога березняка–осинника по своим размерам близок к среднему размеру ветровальных окон в южнотаежных ельниках (0,35 га). Развитие растительности в таких окнах зависит от количества и состояния елового подроста. Если ели довольно много и она в хорошем состоянии, то уже к 40 годам ель обгонит лиственные породы (Георгиевский, 1992). На бобровой "вырубке" в березняке–осиннике развитие

древесно-кустарниковой растительности происходит именно по такому сценарию.

Поселение в квадрате 162. Во второй зоне в условиях относительно не нарушенного лесного полога значимых изменений в подросте и подлеске за два последовательных перечета не отмечено. Наиболее многочисленными были осина, липа, рябина и ель. Осина и рябина находятся под постоянным "контролем" лося, тогда как ель лоси не повреждали, а повреждения липы отмечены только в 1999 г. и в небольшом количестве – 1,8% (табл. 3.4). Известно, что под пологом древостоя трофическое воздействие лосей не ведет к смене доминантов нижнего яруса и к сукцессионным процессам, отмеченным для вырубок (Смирнов, 1987).

Видовой состав подроста и подлеска в первой зоне оказался богаче, чем во второй: 12 видов против 7. В свою очередь, во второй зоне подрост и подлесок был достоверно ($p < 0,05$) гуще. В первой зоне было достоверно ($p < 0,001$) меньше елей и осины. Это несколько неожиданно, учитывая то обстоятельство, что образовавшийся прорыв лесного полога был довольно большой – 3,5 га и можно было ожидать увеличения количества стволиков светолюбивых пород. Прямое трофическое воздействие бобров оказалось минимальным: они повредили только 2% стволиков липы. Наиболее вероятное объяснение сокращения численности рябины, осины и елей в первой зоне по сравнению со второй – это трофическая деятельность лосей. Регулярно сваливаемые бобрами осины создали своего рода "кормовое пятно", где и концентрировались лоси, которые активно обгладывали сваленные бобрами осины, объедали и вытаптывали подрост. При разрушении древостоя первого яруса количество повреждений побегов подроста ели лосем может возрасти с 1–2 до 64%, причем хорошо растущие экземпляры повреждаются сильнее, а отставшие в росте деревья чаще всего остаются неповрежденными (Смирнов, 1987). Перечет 1999 г. показал, что 40% елей в подлеске на бобровой "вырубке" были повреждены лосем. В дальнейшем, после того, как бобры перестали валить осины, воздействие лосей на подрост и подлесок не ослабло, но стало более равномерным, фоновым. Можно было бы ожидать и увеличения численности не поедаемых лосем пород, например, липы, однако этого тоже не произошло. Возможно, что сказалась конкуренция с травянистой растительностью. В неморальных ельниках Центрально-лесного заповедника бурное развитие травяно-кустарничкового покрова наблюдалось как в свежих (1–5 лет), так и в зарастающих окнах (6–10 лет). При этом общее проективное покрытие травяно-кустарничковых растений доходило до 90–100%,

а заметное уменьшение покрытия наблюдалось только после 40-летнего возраста окна (Георгиевский, 1992). "В южнотаежной зоне... для вырубок обычен вариант с сокращением площади, занятой древесно-кустарниковыми породами и с частичным замещением их травянистой растительностью" (Смирнов, 1987). На бобровой "вырубке" в кв. 162 также отмечено активное разрастание крупнотравья, что наряду с трофическим воздействием лосей и стало причиной значительного сокращения обилия подроста и подлеска по сравнению со второй зоной.

При сравнении яруса подроста–подлеска первой и второй зон видно большее видовое разнообразие первой. Подобная закономерность отмечена и в других работах. Максимальное видовое разнообразие древесно-кустарниковых растений по берегам 15 бобровых прудов в Канаде отмечено на промежуточном расстоянии (25 м) зоны заготовки кормов бобрами. По мере удаления от берега пруда на 40–60 м видовое разнообразие снижалось. Авторы связывали такую закономерность с наличием двух четко выраженных градиентов: интенсивности кормодобывающей деятельности бобров и наличия четко выраженного градиента влажности, убывающей по мере удаления от пруда (Donkor, Frixell, 2000). Под действием бобровых плотин по берегам прудов в почвах образуется выпотной гидрологический режим, характеризующийся привносом воды и растворенных в ней веществ в выше расположенный слой почвы (Карпачевский, 1993; Завьялов, Зуева, 1998). Активное вселение черной ольхи подтверждает наличие такого режима в почвах по берегам пруда в кв. 162. На правом, более высоком берегу обилие черной ольхи в 20-метровой прибрежной полосе увеличилось вдвое (см. табл. 3.5), тогда как на левом, подтопленном более интенсивно, за два последовательных перечета обилие ольхи увеличилось в 3 раза (см. табл. 3.8) и теперь она отмечается на всем протяжении трансект – 70 м (см. рис. 3.3). Черная ольха экогенетически связана с текучими и выклинивающимися водами (Кузьмичев, 1992), поэтому активное заселение ею берегов бобровых прудов вполне закономерно.

Таким образом, данные по осиннику липовому также показывают, что одно только улучшение освещенности вследствие кормодобывающей деятельности бобров недостаточно для успешного возобновления предпочитаемых бобрами пород, как это предполагалось ранее для *C. canadensis* (Ritche, 1989; Pastor, Naiman, 1992).

На левом берегу в условиях сильного подтопления почв и активного выпадения древостоя первого яруса происходят столь же быстрые изменения в подросте и подлеске. Прежде всего быстро увеличивают обилие черная ольха, береза и ива (см. рис. 3.3).

При этом черной ольхи больше вблизи кромки воды, а березы на некотором удалении. Количество стволиков рябины, осины и ели только за 2 года сократилось на 12–30% (см. табл. 3.8), и, по-видимому, будет сокращаться в дальнейшем. Таким образом, на левом берегу наблюдается разрушение ранее существовавшего сообщества и образование нового – молодого черноольхово-березового леса. В прошлом черноольшаники были широко распространены в Молого-Шекснинском междуречье и представлены двумя экологическими группами: топяные, с большой и продолжительной обводненностью, и травяные, обводненные только весной (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). К сожалению, современные данные не позволяют прогнозировать, какой именно вариант черноольшаника образуется на левом берегу пруда в кв. 162, поскольку сложно прогнозировать будущую строительную деятельность бобров.

ВЫВОДЫ

При использовании осины в качестве основного корма бобры подгрызали все доступные им деревья независимо от их диаметра, но не далее 50 м от берега. Наличие такого пространственного ограничения можно объяснить непропорциональным увеличением затрат времени и энергии на подгрызание и "разделку" крупных деревьев на значительном удалении от воды, наличием стереотипа кормодобывающего поведения и проявлением регулирующей роли наземных хищников.

По отношению к березе бобры демонстрировали хорошо выраженную размерную избирательность: они оказывали предпочтение березам с диаметром ствола до 7 см.

Влияние избирательной кормодобывающей деятельности бобра на прибрежные леса зависит от целого комплекса факторов: состава древостоя (типа леса), размера образовавшегося прорыва лесного полога, состава, количества и состояния непоедаемых бобрами пород, влияния подтопления и трофической нагрузки лося. Величина образованных бобрами прорывов определяется обилием и доступностью предпочитаемых древесно-кустарниковых кормов. Избирательная кормодобывающая деятельность бобров приводит к увеличению конкурентных преимуществ непоедаемых растений. Однако простой замены кормовых видов на непоедаемые, которую мы наблюдали в березняке–осиннике зеленомошно-черничном, можно ожидать только на прорывах малого и среднего размеров (0,1–0,4 га) при отсутствии подтопления и слабой трофической нагрузке лося. В прорывах большего

размера, при подтоплении почв водами бобровых прудов и/или высокой трофической нагрузке лося развитие растительности происходит более сложным путем. В наиболее тяжелых условиях роста (березняк травяно-сфагновый) влияние бобров выражается в избирательном изъятии более тонких деревьев и не ведет к смене пород.

При сильном подтоплении прибрежных лесов в результате работы бобровых плотин наблюдается разрушение древостоя и образование одного из вариантов черноольховых лесов.

Бобры не стимулируют возобновления своих кормовых растений, поскольку улучшение условий освещения нивелируется целым рядом негативных факторов – подтоплением, трофической деятельностью лосей, зарастанием "лесосек" крупнотравьем.

Глава 4

ФЛОРА БОБРОВЫХ ПРУДОВ ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА[1]

Интерес к данной теме отнюдь не случаен. В Верхнем Поволжье на сегодняшний день изученность водной и прибрежно-водной флоры и растительности весьма высока. Исследования проводились практически на водных объектах всех типов, как искусственных (водохранилища, копани), так и естественных (озера, ручьи и реки). Растительный же покров бобровых прудов до сих пор оставался вне поля зрения ботаников. Вполне вероятно, что определенную роль в этом сыграли объективные причины – очень низкая численность и активность бобров в регионе в продолжение нескольких последних десятков лет. Природоохранные мероприятия, а во многом и экономический спад последних лет определили современный всплеск численности бобров и их широкое распространение в регионе, что привело к заметным изменениям природной обстановки. Сейчас это особенно хорошо заметно на охраняемых территориях, в частности в Дарвинском заповеднике, где и проводилась наша работа. Водотоки заповедника фактически превращены в каскады прудов, что не могло не отразиться на их биоте, в том числе и растительности. Отсюда следует достаточная значимость изучения разнообразия и своеобразия флоры и растительности бобровых прудов. Результаты инвентаризации их флоры и ее особенности изложены в этой главе.

МАТЕРИАЛ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для настоящей работы был собран в 1995–1997 и 1999 гг. Исследования проводились на 5 бобровых поселениях разного возраста. Они отобраны таким образом, чтобы в них был один большой пруд, достаточно хорошо отграниченный от осталь-

[1] Глава написана при участии Е.В. Чемерис.

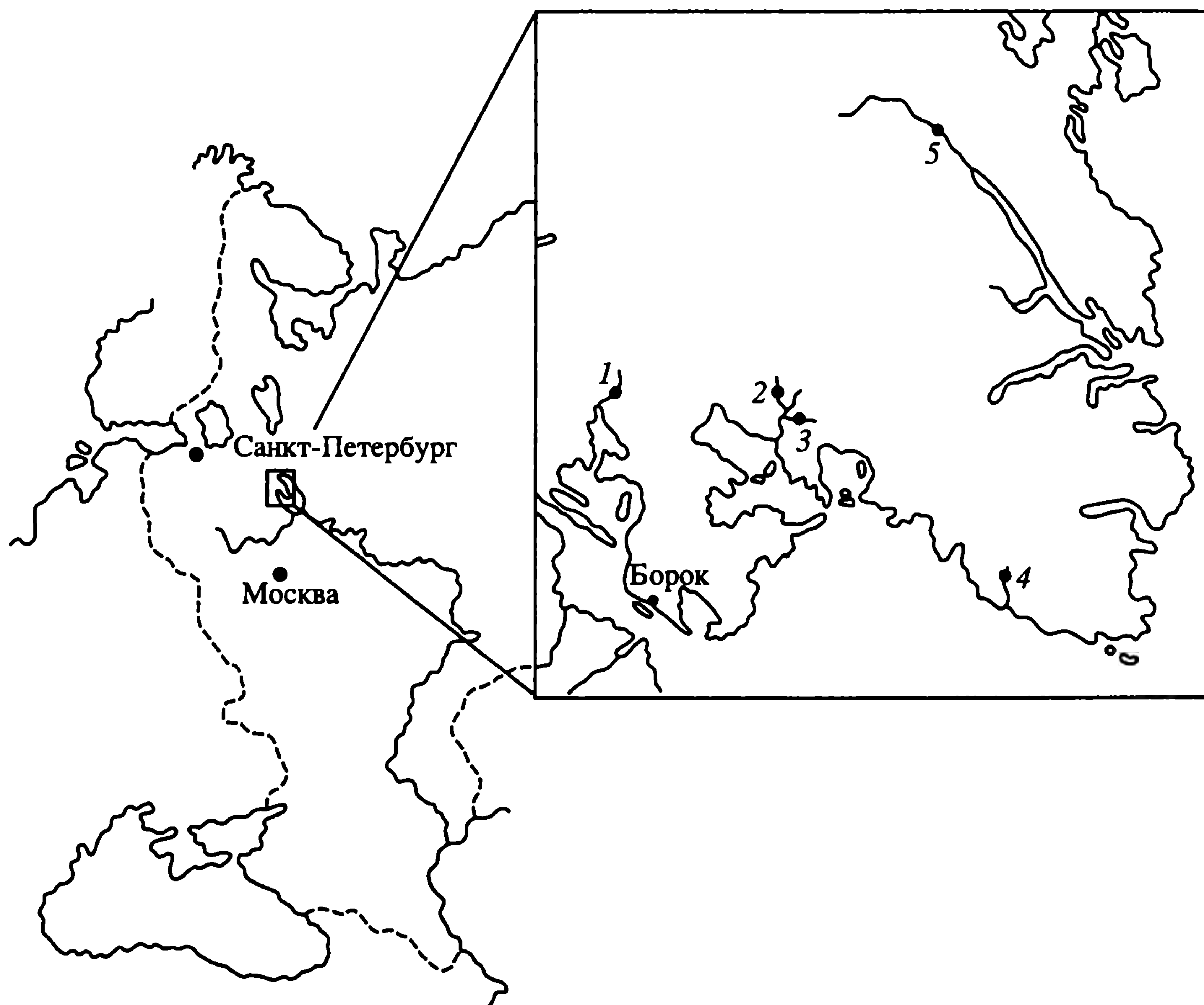


Рис. 4.1. Район исследований и расположение изученных прудов
Цифрами указаны пруды: 1 – на р. Лоше; 2 – в кв. 162; 3 – в кв. 187; 4 – на р. Заблудашке; 5 – на р. Искре

ных прудов своего поселения и прудов соседних поселений, что в определенной степени позволило избежать эффекта взаимовлияния прудов. Различный возраст и расположение прудов в разных частях территории заповедника (рис. 4.1) обеспечили высокую степень выявления состава их флоры. Первый пруд – это брошенный пруд на р. Лоше в охранной зоне заповедника площадью 5 га, где бобры поселились 14 лет назад, жили два года, ушли и в последующие годы дважды его заселяли; второй – старый пруд в кв. 162 площадью 6,5 га, где бобры живут постоянно в течение 10 лет; третий – молодой пруд 2-летнего возраста и площадью 3 га в кв. 187; четвертый – пруд площадью 2,9 га в верховьях р. Заблудашки, где бобры обитают с 1987 г.; пятый пруд расположен в среднем течении р. Искры, его площадь составляет 7,4 га, заселен он с 1990 г. Граница бобрового пруда очерчена нами в пределах затопленной долины ручья или поймы реки, где водно-болотная растительность достигает наибольшего развития. В пространственном отношении здесь довольно легко выделяются следующие

структуры (экотопы): участки открытой воды, мелководья, осоковые болота (осочники), черноольховые топи (черноольшаники), сплавины и постройки бобра (плотины и хатки). Черноольшаники наиболее сконцентрированы вокруг более старых прудов. Таким образом, мы рассматриваем бобровый пруд скорее не как водоем со специфическими режимом и условиями, а как водно-болотную систему (ветланд), состоящую из указанных выше элементов, которые функционально и генетически связаны между собой.

В результате работ был собран достаточно большой флористический и фитоценотический материал. Для составления списка флоры бобровых прудов, помимо флористических описаний и гербарных сборов[2], нами использованы около 200 оригинальных геоботанических описаний водно-болотной растительности.

В конспекте флоры семейства листостебельных мхов расположены по "Списку мхов бывшего СССР" (1992), сосудистых споровых – по "Флоре европейской части СССР" (1974), семенных – по системе A. Engler в интерпретации C.C. de Dalla Thore, H. Harms (по: Brummitt, 1992). Роды в пределах семейств и виды в пределах родов расположены в алфавитном порядке.

Описание каждого вида в конспекте дается по следующей схеме: 1) принадлежность к экологической группе; 2) географическое распространение; 3) частота встречаемости и распространение; 4) обилие; 5) местообитание; 6) некоторые другие комментарии. Мохообразные нами изучены менее тщательно, поэтому при описании их видов некоторые из указанных пунктов могут быть опущены.

Экологические группы видов мохообразных приняты по Г.В. Железновой (1994) с небольшими изменениями, сосудистых растений – по В.Г. Папченкову (1985). Система географических элементов и ареалов выстроена по "принципу биогеографических координат" (Юрцев, 1968), который является наиболее приемлемым при анализе флор северных регионов с хорошо выраженной зональной растительностью. Виды отнесены к тому или иному элементу в большинстве случаев на основании амплитуды преимущественного распространения[3]. Североамериканская часть ареала в долготном отношении дана условно. Для получения соответствующих материалов нами был использован ряд работ (по сосудистым растениям: Флора европейской части СССР, 1974–1994; Флора северо-востока европейской части СССР, 1974–1977; Casper, Krausch, 1980, 1981; Кузьмичев, 1992; Орлова,

---

[2] Материалы, положенные в основу этой работы, хранятся в Гербарии ИБВВ РАН.

[3] Некоторый недостаток сведений по географическому распространению ряда видов мохообразных отразился на названиях их ареалов.

1993; Прилепский, Карпухина, 1994; Флора Восточной Европы, 1996; по мохообразным: Савич, Ладыженская, 1936; Савич-Любицкая, 1952; Абрамова и др., 1961; Шляков, 1961; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Коротков, Морозова, 1989; Железнова, 1994). Встречаемость видов на всех водотоках приведена по следующей градации: очень часто (все пруды), часто (4 пруда), умеренно (3 пруда), изредка (2 пруда), редко (1 пруд). В скобках под цифрами даны пруды: 1 – на р. Лоше, 2 – в кв. 162, 3 – в кв. 187, 4 – на р. Заблудашке и 5 – на р. Искре. Обилие рассматривается по таким категориям: очень обильно – средний балл обилия–покрытия в геоботанических описаниях, выполненных на исследованных прудах, 4–5; среднеобильно – средний балл равен 2–3; малообильно – средний балл равен 1. При описании фитоценозов мы пользовались немного измененной объединенной шкалой проективного покрытия и обилия J. Braun-Blanquet (по: Миркин и др., 1989). Местообитания соответствуют пространственным структурам, указанным выше.

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ

Мохообразные

Ricciaceae Reichenb.

Riccia fluitans L. – гидрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Умеренно (1, 4, 5). Малообильно. Открытая вода, обводненные осочники и черноольшаники.

Sphagnaceae Dumort.

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 3). Малообильно. Осочники.

S. flexuosum Dozy et Molk. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. В осочниках.

S. girgensohnii Russ. – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 2). Малообильно. Осочники, черноольшаники, на повышениях микрорельефа.

S. magellanicum Brid. – гидрогигрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Изредка (1,2). Малообильно, Осочники, на кочках.

S. palustre L. – гигрофит. Бореонеморальный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 2). Малообильно. Осочники, на повышениях микрорельефа. Редкий для территории заповедника вид (Леонтьев, 1956; Волкова и др., 1994).

S. russowii Warnst. – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (2, 4). Среднеобильно. На кочках в осочниках и черноольшаниках.

S. squarrosum Crome – гидрогигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто (1, 2, 3, 4, 5). Среднеобильно. Мелководья, осочники, черноольшаники, сплавины. Обычный вид для заболачивающихся смешанных лесов и черноольшаников (Леонтьев, 1956; Волкова и др., 1994).

S. teres (Schimp.) Ångstr. ex Hartm. – гидрогигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (2, 3). Малообильно. Осочники, сплавины. Вид редкий для территории заповедника (Леонтьев, 1956; Волкова и др., 1994).

S. warnstorfii Russ. – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 2). Среднеобильно. По краям осочников, в черноольховых лесах. По данным А.М. Леонтьёва (1956), этот вид является наиболее энергичным заболачивателем лесов при условиях избыточного увлажнения грунтовыми водами, характерным для травяно-топяных болот из черной ольхи.

Polytrichaceae Schwägr.

Polytrichum swartzii Hartm. – гигрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 2). Малообильно. Осочники.

Dicranaceae Schimp.

Dicranum polysetum Sw. – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 2). Черноольшаники, в основании стволов, на старых пнях. Кроме того, отмечен в подтопленном водами пруда лесу.

D. scoparium Hedw. – гигромезофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Черноольховые болота, в основании стволов. Также в подтопленном лесу.

Orthodicranum montanum (Hedw.) Loeske – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (1). Малообильно. Черноольшаники, в основании стволов.

Bryaceae Schwägr.

Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al. – гидрогигрофит. Плюризональный[4] плюрирегиональный[5] (биполярный). Изредка (1, 2). Малообильно. Мелководья, осочники.

---

[4] Плюризональным мы называем ареал, занимающий 3 и более растительные зоны.

[5] Плюрирегиональным считаем ареал, простирающийся за пределы Евразии и Северной Америки, т.е. гемикосмополитный.

Pohlia nutans (Hedw.) Lindb. – гигромезофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Редко (2). Малообильно. Осочники, черноольшаники, на почве в основании стволов и на мертвой древесине. Вид приурочен к местообитаниям с нарушенным почвенным покровом.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. – гигромезофит. Плюризональный евразиатский. Редко (2). Малообильно. Черноольшаники, на коблах.

Mniaceae Schwägr.

Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop. – гигрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 3). Малообильно. Осочники, черноольшаники, на приствольных повышениях.

P. cuspidatum (Hedw.) T. Kop. – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Осочники, черноольховые топи, на повышениях микрорельефа.

Pseudobryum cinclidioides (Hueben.) T. Kop. – гидрогигрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Осочники.

Rhizomnium pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop. – гигрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (2, 3, 4). Малообильно. На кочках в осочниках и черноольшаниках.

Climaciaceae Kindb.

Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 3). Малообильно. В осочниках, черноольшаниках.

Amblystegiaceae G. Roth

Amblystegium serpens (Hedw.) Schimp. in B. S. G. – гигромезофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Редко (3). Малообильно. Черноольшаники, на мертвой древесине и в основании стволов.

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. – гидрогигрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Изредка (1, 2). Малообильно. На мелководьях, в осочниках и черноольшаниках, в понижениях рельефа.

C. giganteum (Schimp.) Kindb. – гигрогидрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 5). Среднеобильно. Открытая вода, на мелководьях, в обводненных осочниках и черноольшаниках, участвует в образовании сплавин. Для территории заповедника в работе Л.А. Волковой с соавтора-

ми (1994) указан как редкий с единственным местонахождением – на почве в зоне временного затопления (урочище Хотавец). Вид распространен в заповеднике гораздо шире и, вероятно, просматривается.

C. megalophyllum Mikut. – гигрогидрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 5). Среднеобильно. Открытая вода, на мелководьях, в осочниках. Способен образовывать значительные по площади заросли. Для территории Дарвинского заповедника указываеся впервые.

Вид, близкий к *C. giganteum* и *C. richardsonii*, ранее рассматривался как разновидности последнего (*Amblystegium richardsonii* Lindb. var. *robustum* Lindb. et Arn.; *C. richardsonii* var. *robustum* Broth.). Отличается от *C. giganteum* более мягкими побегами и более крупными листьями, 3–5(6) мм дл.; от *C. richardsonii* – двудомностью (цит. по: Абрамова и др., 1961. С. 628). В качестве синонимов этого таксона приводятся также *C. moldavicum* (Velen.) Podp. и *C. richardsonii* var. *megalophyllum* (Mikut.) Amann (Список 1992).

C. richardsonii (Mitt.) Kindb. – гигрогидрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Обводненные осочники.

C. stramineum (Brid.) Kindb. – гидрогигрофит. Преимущественно, арктобореальный евразиатско-североамериканский (биполярный). Редко (2). Малообильно. Осочники.

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske – гидрогигрофит. Преимущественно, бореальный евразиатско-североамериканский (биполярный). Часто (1, 2, 3, 5). Среднеобильно, на пруду на р. Лоше очень обильно. Мелководья, в осочниках и черноольшаниках, в понижениях микрорельефа, на сплавинах.

Campylium stellatum (Hedw.) C. Jens. – гигрофит. Арктобореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Осочники, на повышениях микрорельефа. Для флоры заповедника указывается впервые.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. – гидрогигрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Умеренно (1, 2, 5). Среднеобильно. Мелководья, осочники, сплавины.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske – гигрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Умеренно (1, 2, 3). Среднеобильно. Осочники, черноольшаники, на мертвой древесине.

Warnstorfia exannulata (Gümb. in B. S. G.) Loeske – гидрогигрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Умеренно (1, 2, 3). Среднеобильно. Мелководья, осочники, черноольшаники, сплавины.

Brachytheciaceae Schimp.

Brachythecium starkei (Brid.) Schimp. in B. S. G. – гигромезофит. Гипоарктобореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Осочники.

Eurhynchium hians (Hedw.) Sande Lac. – гигромезофит. Бореонеморальный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 2). Среднеобильно. Осоковые сообщества, черноольховые леса, у основания стволов. Кроме того, отмечен в подтопленных лесах.

Plagiotheciaceae (Broth.) Fleisch.

Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Schimp. in B. S. G. – гигромезофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Умеренно (1, 2, 3). Среднеобильно. Осочники, черноольшаники, у оснований стволов и на мертвой древесине.

P. laetum Schimp. in B. S. G. – гигромезофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Среднеобильно. Черноольшаники, у оснований стволов и на мертвой древесине.

Hypnaceae Schimp.

Hypnum lindbergii Mitt. – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 3). Среднеобильно. Осочники, черноольшаники.

H. pallescens (Hedw.) P. Beauv. – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (1). Малообильно. Осочники.

Hylocomiaceae (Broth.) Fleisch.

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. in B. S. G. – гигромезофит. Преимущественно, плюризональный евразиатско-североамериканский (биполярный). Изредка (1, 2). Среднеобильно. Осочники, черноольшаники.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. – гигромезофит. Преимущественно, гипоарктобореальный евразиатско-североамериканский (биполярный). Очень часто (1, 2, 3, 4, 5). Среднеобильно. Осочники, черноольшаники.

Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst. – гигромезофит. Гипоарктобореальный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 3). Среднеобильно. Осочники, черноольховые леса.

Сосудистые растения

Equisetaceae Rich. ex DC.

Equisetum fluviatile L. – гелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Открытая вода, мелководья, осоковые болота, плотины.

E. palustre L. – гелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольховые заросли и плотины.

Athyriaceae Ching

Athyrium filix-femina (L.) Roth – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно. Черноольшаники, плотины и хатки.

Thetypteridaceae Pic. Serm.

Thelypteris palustris Schott – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Часто (1, 2, 3, 4). Среднеобильно. Осоковые болота, черноольшаники, сплавины и плотины.

Salicaceae Mirb.

Populus tremula L. – гигромезофит. Бореальный евразиатский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно. Осочники. На осоковых кочках встречен только угнетенный подрост и проростки.

Salix aurita L. – гигрофит. Бореальный европейский. Умеренно (1, 2, 4). Малообильно. Осоковые болота и плотины. В пруду на р. Лоше встречены помеси *S. aurita* × *cinerea* (= *S.* × *multinervis* Döll) и *S. aurita* × *myrsinifolia*. Данные гибриды ранее для территории заповедника не приводились (Самсонова, 1959; Немцева С., Немцева Н., 1987; Орлова, 1993).

S. caprea L. – гигромезофит. Бореальный евразиатский. Умеренно (1, 4, 5). Малообильно. На кочках осоковых болот, в черноольшаниках, на плотинах. Найдены только молодые растения.

S. cinerea L. – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. Среднеобильно. Осоковые болота, черноольшаники, плотины. Пожалуй, самый активный вид ивы на бобровых прудах заповедника, но значительных зарослей не формирует, так как активно выедается бобрами. На р. Лоше отмечены гибридные растения *S. cinerea* × *myrsinifolia* (= *S.* × *vaudensis* Schleich.), которые в заповеднике, по нашим сведениям, не отмечались, но спорадически встречаются на сопредельных территориях.

S. lapponum L. – гигрофит. Арктобореальный европейско-западносибирский. Изредка (2, 3). Малообильно. Осочники.

S. myrsinifolia Salisb. – гигрофит. Бореальный европейский. Умеренно (1, 3, 5). Малообильно, местами среднеобильно (1). Осочники, черноольшаники, плотины. Встречены только небольшие кустарники.

S. myrtilloides L. – гигрофит. Бореальный евразиатский. Изредка (2, 3). Малообильно. Осоковые болота, плотины.

S. pentandra L. – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники и плотины. Второй по активности вид ивы на бобровых прудах после *S. cinerea*, отличается от последнего несколько меньшим обилием. Отмечены лишь ювенильные растения.

S. phylicifolia L. – гигрофит. Гипоарктобореальный европейский. Изредка (1, 5). Малообильно, реже среднеобильно. Осочники, плотины.

S. rosmarinifolia L. – гигрофит. Бореальный евросибирский. Умеренно (2, 3, 5). Малообильно. Осоковые болота и плотины.

Betulaceae **S.F. Gray**

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. – гигрофит. Бореальный европейский. Очень часто. Обычно среднеобильно, но по краям прудов, особенно старых, обильно, так как формирует здесь целый пояс (Завьялов, Бобров, 1998, 1999). Мелководья, осочники, плотины, где обнаружены молодые семенные, очень редко порослевые растения. По краям прудов и на коблах произрастают взрослые деревья. В первом случае преобладают ольхи семенного происхождения, во втором – порослевого. Наиболее крупные деревья встречены на коблах на пруду в верховьях р. Заблудашки.

A. incana (L.) Moench. – гигромезофит. Бореальный европейский. Редко (2). Малообильно. Осоковые болота. Встречены только семенные ювенильные растения.

Betula pubescens Ehrh. – гигромезофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. В среднем среднеобильно. Осочники, черноольшаники, плотины и хатки. Встречаются в основном подрост и проростки; подтопленные взрослые деревья в заметном количестве отмечены лишь на пруду в кв. 187. На многих прудах попадались единичные растения, схожие с *B. pendula* Roth, но обладающие и признаками *B. pubescens*, которые представляют собой помеси – *B.* × *aurata* Borkh.

Urticaceae **Juss.**

Urtica dioica L. – гигромезофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно. Осоковые болота, черноольшаники, плотины и хатки.

Polygonaceae **Juss.**

Persicaria amphibia (L.) S. F. Gray – гидрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (4, 5). Малообильно. Открытая вода прудов. Проникает из речных заливов Рыбинского водохранилища, где весьма обилен.

P. hydropiper (L.) Spach – гигрофит. Бореальный евразиатский. Редко (5). Малообильно. Мелководья, осоковые и черноольховые заросли.

P. lapalhifolia (L.) S. F. Gray – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 4). Малообильно. Осочники и черноольшаники.

Rumex aquaticus L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатский. Изредка (3, 4, 5). Малообильно. Мелководья, осоковые болота, черноольховые заросли, плотины.

Caryophyllaceae Juss.

Coccyganthe flos-cuculi (L.) Fourr. – гигромезофит. Бореальный евросибирский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно. Осоковые сообщества, черноольшаники и плотины.

Stellaria nemomm L. – гигромезофит. Бореонеморальный европейский. Умеренно (1, 2, 4). Малообильно. Плотины и хатки.

S. palustris Retz. – гигрофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Осочники и черноольшаники.

Nymphaeaceae Salisb.

Nuphar lutea (L.) Smith – гидрофит. Плюризональный евросибирский. Очень часто. Очень обильно. Открытая вода (до глубин 1–1,5 м) и мелководья (часто обсыхающие). Приведенный нами (Бобров, 1999а, б) характерный для малых рек сопредельных территорий вид – *N.* × *spenneriana* Gaudin здесь не обнаружен, что вполне закономерно и связано с высокой трофностью вод бобровых прудов.

Nymphaea candida J. Presl – гидрофит. Бореальный евросибирский. Редко (2). Малообильно. Открытая вода и мелководья. В.Г. Папченков (устное сообщение) считает, что большинство популяций кувшинок Верхнего Поволжья нужно относить к *N.* × *borealis* E. Camus.

Ranunculaceae Adans.

Caltha palustris L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Осочники и черноольшаники.

Ranunculus gmelinii DC. – гигрогелофит. Гипоарктобореальный евросибирский. Редко (4). Малообильно. Обсыхающие мелководные участки. В первые годы после заполнения Рыбинского водохранилища этот вид был широко распространен, а местами и обилен в зоне временного затопления (Кутова, 1957; Белавская, Кутова, 1966), куда он проник из затопленных небольших водоемов и водотоков Молого-Шекснинского между-

речья. В последнее время *R. gmelinii* на мелководьях водохранилища практически исчез и не только на территории заповедника (Лисицына, 1990), что, по всей видимости, связано со стабилизацией растительности этого специфического местообитания. Наши находки показывают распространение вида в небольших водотоках и водоемах внутренних районов заповедника, где ранее его не встречали.

R. lingua L. – гигрогелофит. Бореонеморальный европейско-западносибирский. Очень часто. Малообильно. Мелководья, осоковые сообщества, черноольшаники, сплавины и плотины. Нередко на сильно переувлажненном субстрате, а иногда и обводненном. На бобровом пруду в кв. 187 встречены лишь вегетирующие растения, которые имели только стелющиеся богатые воздухоносными тканями побеги с небольшими ланцетными листьями. В обводненном состоянии они плавали на поверхности воды.

R. repens L. – гигрофит. Плюризональный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольховые леса и плотины.

R. sceleratus L. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Изредка (2, 5). Малообильно. Осочники и черноольшаники.

Thalictrum flavum L. – гигромезофит. Бореальный евросибирский. Редко (5). Малообильно. Осоковые ценозы.

Brassicaceae Burnett

Cardamine amara L. – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Изредка (1, 5). Малообильно. Осочники и черноольшаники по краю прудов, в местах с выклиниванием грунтовых вод (участки подтопленных притеррасных понижений). Вид для Дарвинского заповедника приводится впервые (Самсонова, 1959; Немцева С., Немцева Н., 1987). Вероятно, редкость этого, свойственного ключам, вида (Casper, Krausch, 1981; Мусина и др., 1993) обусловлена дефицитом подходящих местообитаний на территории заповедника из-за ее высокой заболоченности и сильной трансформации долинного комплекса в результате затопления водами Рыбинского водохранилища и жизнедеятельности бобров.

C. dentata Schult. – гигромезофит. Бореальный евросибирский. Очень часто. Малообильно. Обсыхающие мелководья, осочники, плотины. Представляет собой гидрофильное производное *C. pratensis* L. Наиболее характерен для пионерных переувлажненных экотопов.

Grossulariaceae DC.

Ribes nigrum L. – гигромезофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Черноольшаники, плотины.

R. spicatum Robson – гигромезофит. Бореальный европейский. Умеренно (1, 3, 4). Малообильно. Черноольшаники. Наши находки показывают более широкое распространение этого вида в заповеднике. Ранее вид был известен лишь из окрестностей Борка и Осиновика (Самсонова, 1959; Немцева С., Немцева Н., 1987).

Оба вида смородин свойственны черноольховым лесам региона, особенно черная смородина (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957), и, по А.И. Кузьмичеву (1992), входят в состав алнетального флороценогенетического комплекса.

Rosaceae Adans.

Comarum palustre L. – гигрогелофит. Гипоарктобореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно, реже среднеобильно. Мелководья, осочники, сплавины и плотины.

Filipendula denudata (J. et C. Presl) Fritsch – гигрофит. Бореальный европейский. Очень часто. Малообильно, местами среднеобильно. Осочники, черноольшаники, плотины. Ранее (Самсонова, 1959; Немцева С., Немцева Н., 1987) для заповедника приводился *F. ulmaria* (L.) Maxim. s.l., который включает и *F. denudata* – наиболее распространенную в регионе лесную расу.

Geum rivale L. –гигромезофит. Бореальный евросибирский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно. Черноольшаники, плотины.

Fabaceae Lindl.

Lathyrus pratensis L. – гигромезофит. Бореальный евразиатский. Умеренно (2, 4, 5). Малообильно. Прибрежные осочники и черноольшаники.

Callitrichaceae Link

Callitriche palustris L. – гидрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно. Участки открытой воды, обводненные осочники.

Rhamnaceae Juss.

Frangula alnus Mill. – гигромезофит. Бореонеморальный европейско-западносибирский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины и хатки. В основном встречены ювенильные растения. Взрослые кустарники более обычны в черноольховых ценозах, для которых характерна крушина (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957; Ellenberg et al., 1991).

Violaceae Batsch

Viola epipsila Ledeb. – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. Малообильно, местами среднеобильно. Осоковые и черноольховые сообщества, плотины. Поскольку приходилось видеть и собирать только вегетирующие растения, то вполне вероятно, что часть находок следует отнести к *V.* × *ruprechtiana* Borb. (*V. epipsila* × *palustris*), который, по нашим наблюдениям, не менее широко распространен в регионе, чем *V epipsila*.

Lythraceae J. St.-Hil.

Lythrum salicaria L. – гигрогелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Открытые мелководные, нередко обсыхающие участки, осочники, черноольшаники, плотины и хатки.

Onagraceae Adans.

Epilobium adenocaulon Hausskn. – гигрогелофит. Бореальный, изначально североамериканский. Адвентивный, натурализовавшийся в регионе вид. Часто (2, 3, 4, 5). Малообильно, реже среднеобильно. Обсыхающие мелководья, плотины.

E. palustre L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Мелководные участки, осочники, сплавины и плотины.

E. pseudorubescens A. Skvorts. – гигрогелофит. Плюризональный европейский. Редко (4). Малообильно. Хатка.

Приведенные виды кипреев в определенных условиях, как например, в засушливом 1999 г., когда обсохли значительные площади прудов, могут быть представлены в очень высоком обилии, что мы наблюдали, в частности, на пруду в кв. 162. Но для бобровых прудов это скорее исключение, чем правило.

Hippuridaceae Vest

Hippuris vulgaris L. – гелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Изредка (1, 5). Малообильно. Мелководья, осочники. Встречена только наземная форма.

Apiaceae Lindl.

Angelica sylvestris L. – гигромезофит. Бореонеморальный евросибирский. Умеренно (2, 4, 5). Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины.

Cicuta virosa L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно, местами рассеянно. Мелководья, осочники, чернольшаники, плотины и хатки.

Thyselinum palustre (L.) Rafin. – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины.

Primulaceae Vent.

Lysimachia vulgaris L. – гигрофит. Бореальный евросибирский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины и хатки.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Мелководные участки, осоковые и черноольховые сообщества, сплавины, плотины и хатки.

Menyanthaceae Dumort.

Menyanthes trifoliata L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Рассеянно. Мелководья, осочники, чернольховые сообщества, сплавины и плотины.

Boraginaceae Adans.

Myosotis palustris (L.) L. s.l. – гигрофит. Бореальный евразиатский.

Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины и хатки. Встреченные нами растения отличались довольно густым оттопыренным опушением стеблей, мелкими размерами венчика и чашечки, надрезанной на 1/3– 1/2 длины, что сближает их с восточноевропейским *M. lithuanica* (Schmalh.) Bess. ex Dobrocz. Последний вид характерен для низинных и черноольховых болот, т.е. представляет собой своеобразную эвтрофную расу *M. palustris* s.l., и, по мнению М.Г. Попова (1953), возник в результате стабилизации какого-то гибрида *M. palustris* s.str. и *M. cespitosa* K.F. Schultz. Вполне вероятно, что популяции незабудок на исследованных бобровых прудах следует отнести именно к *M. lithuanica*, к чему мы все более склоняемся.

Lamiaceae Martinov

Lycopus europaeus L. – гигрофит. Плюризональный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины и хатки.

Mentha arvensis L. – гигрофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Осоковые и черноольховые сообщества, плотины и хатки.

Scutellaria galericulata L. – гигрофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Осочники, черноольшаники, плотины и хатки.

Stachys palustris L. – гигрофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Осоковые ценозы, плотины и хатки.

Solanaceae Adans.

Solarium dulcamara L. – гигрофит. Бореонеморальный европейский. Умеренно (2, 3, 4). Малообильно. Осочники и плотины.

Scrophulariaceae Juss.

Pedicularis palustris L. – гигромезофит. Бореонеморальный европейско-североамериканский. Редко (1). Малообильно. Осочники.

Scrophularia nodosa L. – гигромезофит. Бореонеморальный евросибирский. Редко (4). Малообильно. Плотина.

Veronica anagallis-aquatica L. – гигрогелофит. Плюризональный плюрирегиональный. Редко (1). Малообильно. Осочники. Новый вид для флоры Дарвинского заповедника. Редкость вида обусловлена практически полным отсутствием характерных для него местообитаний – ручьев ключевого питания.

V. beccabunga L. – гигрогелофит. Плюризональный евросибирский. Редко (2). Малообильно. Плотина.

V. longifolia L. – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (5). Малообильно. Осочники и плотина.

V. scutellata L. – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Умеренно (2, 3, 5). Малообильно. Осочники, плотины.

Lentibulariaceae Rich.

Utricularia intermedia Hayne – гидрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Открытые водные пространства, мелководья, обводненные осочники и черноольшаники.

U. minor L. – гидрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (5). Малообильно. “Окно” в сильно обводненном осочнике. До наших исследований вид в заповеднике не известен (Бобров, 1998).

U. vulgaris L. – гидрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Открытая вода, мелководья, обводненные осоковые и черноольховые сообщества.

Rubiaceae Juss.

Galium palustre L. – гигрофит. Бореальный евросибирско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Мелководья, осочники, черноольшаники, плотины и хатки.

G. uliginosum L. – гигрофит. Бореонеморальный евразиатско-североамериканский. Изредка (4, 5). Малообильно. Осочники.

Asteraceae Dumort.

Bidens cernua L. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Изредка (2, 4). Малообильно, местами среднеобильно. Обсыхающие мелководья.

Cirsium heterophyllum (L.) Hill – гигромезофит. Бореальный европейско-западносибирский. Часто (1, 2, 3, 5). Малообильно. Осочники, черноольшаники.

C. oleraceum (L.) Scop. – гигромезофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. Малообильно. Черноольшаники, плотины.

C. palustre (L.) Scop. – гигромезофит. Бореальный европейско-западносибирский. Часто (2, 3, 4, 5). Малообильно. Мелководья и плотины.

Crepis paludosa (L.) Moench – гигромезофит. Бореонеморальный европейско-западносибирский. Часто (1, 2, 4, 5). Малообильно, реже среднеобильно.

Sonchus uliginosus Bieb. (= *S. arvensis* subsp. *uliginosus* (Bieb.) Nym.) – гигромезофит. Плюризональный евразиатский. Умеренно (2, 3, 4). Малообильно. Черноольшаники, плотины. Для территории заповедника ранее приводился *S. arvensis* L. (Самсонова, 1959; Немцева С, Немцева Н., 1987), принимаемый широко, хотя в узком понимании для региона характерен именно *S. uliginosus*. Эта раса предпочитает более увлажненные местообитания, в отличие от *S. arvensis* s.str. (= *S. arvensis* subsp. *arvensis*), и нередко встречается в составе сообществ гигрофильной растительности.

Tussilago farfara L. – гигромезофит. Бореальный евразиатский. Изредка (2, 4). Малообильно. Обсыхающие мелководья, плотины.

Typhaceae Juss.

Typha latifolia L. – гелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 4). Малообильно. Участки открытой воды, осочники, Черноольшаники, сплавины.

Sparganiaceae Rudolphi

Sparganium emersum Rehm. – гелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 5). Малообильно. Открытые водные пространства и обсыхающие мелководья.

S. natans L. (*S. minimum* Wallr.) – гелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Среднеобильно, местами очень обильно. Открытая вода (до глубины 1 м), мелководья, обводненные осочники и черноольшаники, плотины. Вид характерен для заболачивающихся и болотных слабопроточных водоемов или водотоков, поэтому весьма активен на бобровых прудах

заповедника и, как показывают наши наблюдения (Бобров, 1998), он обычен и на других водотоках и водоемах территории, дренирующих многочисленные и разнообразные болотные системы, хотя для заповедника считался редким и указывался только для урочища Изможево (Немцева С., Немцева Н., 1987). По мнению А.И. Кузьмичева (1992), *S. natans* входит в состав алнетального комплекса, но для нашего региона это, по-видимому, не совсем так. Данный вид не отмечен в составе черноольшаников Молого-Шекснинского междуречья (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957) и очень редок в черноольховых топях Ярославской обл. (устное сообщение В.В. Гороховой).

В статье о флористических находках на территории Дарвинского заповедника (Бобров, 1998) редакция журнала опустила данные этикеток для этого вида, поэтому целесообразно указать их здесь: 1) Вологодская обл., Череповецкий р-н, бобровый пруд в среднем течении р. Лоши, 10.08.1996, А. Бобров; 2) урочище Мысы, бобровый пруд в среднем течении р. Искры, 31.07.97, А. Бобров; 3) Дарвинский заповедник, кв. 97, окрестности д. Муравьево, ручей приток р. Чимсоры, 01.08.1997, А. Бобров; 4) Дарвинский заповедник, кв. 98, окрестности д. Муравьево, ручей приток р. Чимсоры, 01.08.1997, А. Бобров; 5) Дарвинский заповедник, 162 кв., бобровый пруд, 25.07.1999, А. Бобров.

Potamogetonaceae Dumort.

Potamogeton alpinus Balb. – гидрофит. Арктобореальный евросибирский. Очень часто. Малообильно. Открытая вода, мелководья, обводненные осочники. До наших исследований (Бобров, 1998) вид в заповеднике считался очень редким (Немцева С., Немцева Н., 1987). Для флоры болот Дарвинского заповедника не указан (Немцева Н., 1996).

Данные по находкам этого вида были также опущены (Бобров, 1998), поэтому мы приведем их здесь: 1) Вологодская обл., Череповецкий р-н, окрестности д. Лоша, р. Лоша, 20.06.1995, А. Бобров; 2) Дарвинский заповедник, 5 км к северу от бывшей д. Язина, бобровый пруд на речке в кв. 162, 07.09.1995, А. Бобров, Е. Чемерис; 3) бобровый пруд в среднем течении р. Лоши, 10.08.1996, А. Бобров; 4) Дарвинский заповедник, кв. 97, окрестности д. Муравьево, ручей приток р. Чимсоры, 01.08.1997, А. Бобров.

P. *berchtoldii* Fieb. – гидрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Среднеобильно, местами очень обильно. Открытая вода, мелководья, обводненные осочники и черноольшаники. Вид не показан для флоры болот заповедника (Немцева Н., 1996).

P. gramineus L. – гидрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Редко (1). Среднеобильно. Русловой участок пруда с глубиной 0,8–1,0 м.

P. natans L. – гидрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Среднеобильно. Открытая вода, мелководья.

P. obtusifolim Mert. et W.D.J. Koch – гидрофит. Плюризональный евро-сибирско-североамериканский. Редко (1). Среднеобильно. Русловой участок пруда с глубиной воды 0,5–1,2 м. Для флоры заповедника очень редкий вид, до наших исследований (Папченков и др., 1997) собиравшийся лишь в 1948 г. Л.И. Самсоновой (Немцева С., Немцева Н. 1987). Интересно, что находки этого вида в Вологодской обл. и в прошлом, и в настоящем сосредоточены примерно в одном месте – в бассейне нижнего участка бывшей р. Мологи (ныне верхняя часть Моложского плёса Рыбинского водохранилища) (Самсонова, 1959 (разливы рек Мологи и Лоши); Орлова, 1993 (р. Звана); Папченков и др., 1997 (р. Лоша))[6]. Очевидно, этот рдест был шире распространен в спокойных местах и пойменных водоемах этого участка р. Мологи и его притоков до создания водохранилища.

Все виды рдестов при спаде воды продолжают вегетацию на сильно переувлажненном торфянистом субстрате. *Potamogeton alpinus*, *P. gramineus и P. natans* образуют наземную форму с розеткой кожистых листьев.

Alismataceae Vent.

Alisma plantago-aquatica L. – гелофит. Плюризональный евразиатский. Умеренно (1, 2, 5). Малообильно. Мелководья, осочники и плотины.

Hydrocharitaceae Juss.

Hydrocharis morsus-ranae L. – гидрофит. Плюризональный европейско-западносибирский. Очень часто. Среднеобильно. Глубоководные и мелководные участки прудов, обводненные осоковые и черноольховые сообщества.

Poaceae Barnhart

Agrostis stolonifera L. – гигрогелофит. Бореальный евросибирский. Часто (2, 3, 4, 5). Малообильно. Мелководья, осочники, плотины и хатки.

---

[6] Исключение составляет лишь новое указание этого вида для Шекснинского водохранилища Папченкова В.Г, Козловской О.И. Бот. журн. 2001. Т. 86(7). С. 122–124

Calamagrostis canescens (Web.) Roth – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Очень часто. Среднеобильно, местами очень обильно. Мелководья, осочники, плотины и хатки.

C. epigeios (L.) Roth – гигрофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Малообильно. Обсохшие мелководья, разреженные осочники, плотины и хатки.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Часто (1, 2, 3, 5). Малообильно. Осочники, плотины.

C. phragmitoides C. Hartm. (= *C. purpurea* (Trin.) Trin. subsp. *phragmitoides* (C. Hartm.) Tzvel.) – гигрофит. Бореальный европейско-западносибирский. Редко (2). Очень обильно. Обсохшее мелководье, на переувлажненном торфянистом грунте. Для флоры заповедника ранее приводился *C. purpurea* без каких-либо комментариев о его внутривидовом разнообразии (Немцева С., Немцева Н., 1987). Имеющийся в нашем распоряжении гербарный материал показал, что в Дарвинском заповеднике распространены две расы *C. purpurea* s.l. – это собственно типовой *C. purpurea* (= *C. purpurea* subsp. *purpurea*), проникающий сюда с севера, и его более южный и западный дериват гибридогенной природы *C. phragmitoides,* свойственный рассматриваемой территории (Цвелев, 1974, 1976). Причем указания, приведенные в работе С.Ф. и Н.Д. Немцевых (1987), относятся к первому виду.

Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Изредка (4, 5). Малообильно. Осочники и плотины.

Glyceria fluitans (L.) R. Br. – гигрогелофит. Бореонеморальный европейско-североамериканский. Изредка (2, 5). Малообильно. Мелководные участки, плотины.

Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Мелководья, осочники, черноольшаники, плотины и хатки.

Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. – гелофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Очень часто. Среднеобильно, в отдельных случаях очень обильно. Мелководья, осоковые и черноольховые болота, плотины.

Poa palustris L. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Обсыхающие мелководья, осоковые и черноольховые сообщества, плотины.

Cyperaceae Juss.

Carex acuta L. – гигрогелофит. Бореонеморальный евросибирский. Очень часто. Среднеобильно. Осоковые и черноольховые болота, плотины. Доминант.

C. aquatilis Wahlenb. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Очень обильно. Сильно обводненные участки, осоковые и черноольховые сообщества, сплавины. Доминант. Данный вид более обычен для бобровых прудов, нежели предыдущий, видимо от того, что осочники, сложенные этими видами, практически, весь сезон сильно обводнены.

C. acuta × *aquatilis* – гигрогелофит. Распространен в ареале совместного обитания родительских видов. Редко (5). Среднеобильно. Сильно обводненный осочник. Бинарного названия для этого растения мы не нашли, хотя данный гибрид нередок и отмечался многими исследователями. Для флоры заповедника указывается впервые.

C. canescens L. (*C. cinerea* Poll.) – гигрофит. Бореонеморальный европейско-североамериканский. Очень часто. Среднеобильно. Обсохшие мелководья, осоковые и черноольховые ценозы, плотины.

C. cespitosa L. – гигрофит. Бореальный евразиатский. Очень часто. Очень обильно. Осочники и черноольшаники. Доминант. Наибольшие площади этот вид занимает на пруду на р. Лоше.

C. chordorrhiza Ehrh. ex L. f. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Среднеобильно. Сплавина.

C. diandra Schrank – гигрофит. Бореонеморальный евразиатско-североамериканский. Изредка. Малообильно. В сообществах осок.

C. echinata Murr. – гигрофит. Бореонеморальный европейско-североамериканский. Редко (4). Малообильно. Заболоченное мелководье пруда (с доминированием *Sphagnum russowii*).

C. *elongata* L. – гигрофит. Бореонеморальный европейско-западносибирский. Очень часто. Среднеобильно. Осочники, черноольшаники, плотины. Очень характерный компонент черноольшаников (Ellenberg et al., 1991; Кузьмичев, 1992), тем не менее для флоры болот показан как редкий вид с низким обилием (Немцева Н., 1996).

C. juncella (Fries) Th. Fries – гигрофит. Бореальный евросибирский. Умеренно (1, 2, 5). Малообильно. Осочники, черноольшаники.

C. lasiocarpa Ehrh. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно, в кв. 162 – среднеобильно. Осочники.

C. leporina L. (C. *ovalis* Good.) – гигромезофит. Бореонеморальный евразиатский. Умеренно (1, 4, 5). Малообильно. Разреженные осочники, хатки.

C. limosa L. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (2). Малообильно. Осоковые ценозы и сплавины.

C. nigra (L.) Reichard – гигрофит. Бореонеморальный евросибирско-североамериканский. Изредка (1, 4). Малообильно. Мелководья, местами заболоченные, осочники, плотины.

C. pseudocyperus L. – гигрофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Малообильно. Сильно обводненные и мелководные участки, осоковые и черноольховые сообщества, плотины.

C. rostrata Stokes – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Среднеобильно, в кв. 162 очень обильно. Обводненные участки, осочники, черноольшаники, сплавины и плотины. Доминант и содоминант.

C. vaginata Tausch – гигромезофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 4). Малообильно. Осочники, плотины.

C. vesicaria L. – гигрогелофит. Бореонеморальный евросибирский. Часто (1, 2, 4, 5). Среднеобильно, местами очень обильно (Лоша). Обводненные участки, осочники, черноольшаники и плотины. Доминант и содоминант.

C. × *pannewitziana* Figert. (= *C. rostrata* × *vesicaria*) – гигрогелофит. Распространен в ареале совместного обитания родительских видов. Редко (1). Среднеобильно. Осочники, черноольшаники. Данный гибрид нередок и отмечался многими исследователями. Для флоры заповедника был впервые приведен ранее (Папченков и др., 1997).

Интересно, что распределение различных видов осок-доминантов связано с глубиной воды (Завьялов, Бобров, 1999). По периферии прудов до глубины 50–60 см на кочках распространены *C. cespitosa* и *C. lasiocarpa*, а в воде и у основания кочек – *C. rostrata* и *C. vesicaria.* При глубине 70–90 см появляются отдельные плавающие кочки с *C. aquatilis*, реже с *C. acuta.* При глубине 100 см и более почти все кочки уже плавают и доминирует *C. aquatilis*, тогда как другие осоки практически исчезают.

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult. – гигрогелофит. Плюризональный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 5). Малообильно. Сильно обводненные и мелководные участки прудов, плотины.

Eriophorum polystachyon L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (2, 4, 5). Малообильно. Осочники.

E. vaginatum L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Редко (4). Малообильно. Осочники и плотина.

Оба вида пушиц не указаны для болот заповедника (Немцева Н., 1996).

Scirpus sylvaticus L. – гигрофит. Бореонеморальный евразиатский. Умеренно (1, 2, 4). Малообильно. Осоковые и черноольховые ценозы, плотины.

Araceae Adans.

Calla palustris L. – гигрогелофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Очень часто. Среднеобильно. Сильно обводненные и мелководные участки прудов, осочники, черноольшаники, сплавины, плотины и хатки.

Lemnaceae S.F. Gray

Lemna minor L. – гидрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Очень часто. Среднеобильно. Открытые водные пространства, обводненные черноольшаники.

L. trisulca L. – гидрофит. Плюризональный плюрирегиональный. Редко (1). Малообильно. Затишные участки пруда.

Spirodela polyrhiza (L.) Schleid. – гидрофит. Плюризональный плюрирегиональный (биполярный). Редко (4). Очень обильно. Открытые водные пространства, обводненные черноольшаники. Вид не указан для флоры болот заповедника (Немцева Н., 1996).

Juncaceae Juss.

Juncus compressus Jacq. – гигрофит. Бореонеморальный евразиатский. Редко (4). Малообильно. Осочники. Для болот ДГЗ не приводится (Немцева, 1996).

J. effusus L. Бореальный европейско-западносибирский. Умеренно (1, 2, 4). Малообильно. Осочники.

J. filiformis L. – гигрофит. Бореальный евразиатско-североамериканский. Умеренно (1, 2, 5). Малообильно. Осочники и плотины.

Iridaceae Juss.

Iris pseudacorus L. – гигрогелофит. Бореальный европейско-западносибирский. Редко (5). Малообильно. Осоковые и черноольховые сообщества.

Кроме того, на повышенных участках элементов прудов (кочки, хатки, приствольные повышения, древесные остатки) отмечен ряд видов мезофильных луговых и лесных растений, которые мы не включили в состав рассматриваемой флоры. Это *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Convallaria majalis* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.M. Schmidt, *Melampyrum sylvaticum* L., *Oxalis acetosella* L., *Picea abies* (L.) Karst., *P. ×fennica* (Regel) Kom., *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L. s.l., *Rubus arcticus* L., *R. idaeus*

L., *R. saxatilis* L., *Sorbus aucuparia* L., *Stellaria holostea* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V vitis-idaea* L., *Viburnum opulus* L. и ряд других. Все перечисленные выше растения были сильно угнетены или являлись проростками.

АНАЛИЗ ФЛОРЫ

Для наиболее полной оценки флористического разнообразия бобровых прудов мы исследовали состав как сосудистых растений, так и мохообразных. Анализ же флоры мы считаем целесообразно проводить отдельно для каждой из этих весьма своеобразных групп растений. Кроме того, это оправдано с точки зрения сопоставления с другими региональными гидро- и гигрофильными флорами.

Сравнительный анализ данной флоры мы опустим, поскольку эта часть работы, на наш взгляд, пока не осуществима из-за отсутствия сопоставимых материалов. Сравнивать же с флорами водоемов и водотоков или флорами болот региона нам кажется не вполне корректным, так как исследованная флора представляет собой не флору водного объекта или болота, а флору водно-болотной системы. Поэтому в своем анализе мы попытаемся как можно тщательней проявить основные черты нашей флоры без сопоставления с другими флорами.

Мохообразные

Таксономическая, экологическая, географическая структуры, анализ встречаемости и обилия

Выявленная бриофлора бобровых прудов включает 42 вида из 26 родов и 12 семейств, из них 1 вид печеночников (*Riccia fluitans*)[7], остальные – листостебельные мхи. Наиболее представленными являются семейства *Amblystegiaceae* (11 видов), *Sphagnaceae* (9), *Mniaceae* (4), *Bryaceae*, *Dicranaceae* и *Hylocomiaceae* (по 3 вида) (табл. 4.1). Таксономический спектр листостебельных мхов в общих чертах сходен с таковыми заболоченных лесов Валдая и Дарвинского заповедника (*Amblystegiaceae* и *Sphagnaceae* на доминирующих позициях, весомый вклад *Bryaceae*, *Hylocomiaceae*, *Mniaceae*) и отражает зональные и экологические особенности исследованного объекта (Коротков, Морозова, 1989; Волкова и др., 1994). Самые богатые по числу видов роды *Sphagnum* (9) и

[7] Видовой состав печеночников специально не исследовался.

Таблица 4.1

Таксономическая структура бриофлоры прудов

Семейство	Число	
	родов	видов
1. *Ricciaceae*	1	1
2. *Sphagnaceae*	1	9
3. *Polytrichaceae*	1	1
4. *Dicranaceae*	2	3
5. *Bryaceae*	3	3
6. Mniaceae	3	4
7. *Climaciaceae*	1	1
8. *Amblystegiaceae*	7	11
9. *Brachytheciaceae*	2	2
10. *Plagiotheciaceae*	1	2
11. *Hypnaceae*	1	2
12. *Hylocomiaceae*	3	3
Всего	26	42

Calliergon (5) еще раз подчеркивают специфику бобровых прудов как водно-болотной системы.

Анализ бриофлоры по отдельным прудам не приводим из-за неравномерности их исследования. Также вызывает сомнение необходимость выделения гидрофильной составляющей бриофлоры аналогично сосудистым растениям, поэтому этот анализ в данной работе мы опускаем.

Среди пространственных структур максимальным богатством бриофлоры выделяются осоковые болота (табл. 4.2), где разнообразие микрорельефа, гидрологических и трофических условий позволяет соседствовать видам обводненных и умеренно влажных, дистрофных и эвтрофных местообитаний. Здесь обнаружено 40 видов (95,2% всего состава) мохообразных. Здесь, как и в полной флоре, наиболее разнообразен видовой состав семейств *Amblystegiaceae* (10), *Sphagnaceae* (9) и *Mniaceae* (4).

На втором месте по видовому разнообразию находятся черноольшаники – 18 видов (42,9% всего состава бриофлоры), в которых, несмотря на разнообразие микрорельефа, трофические условия более равномерные, чем в осочниках, что сказывается на видовом составе. Изменяется и спектр ведущих семейств: *Amblystegiaceae* (6 видов), *Sphagnaceae* (3), *Mniaceae* и *Plagiotheciaceae* (по 2). Характерной чертой этого местообитания является наличие эпиксильных видов (*Amblystegium serpens,*

Таблица 4.2

Таксономическое разнообразие бриофлор разных экотопов

Таксон	Число таксонов				
	Открытая вода	Мелководье	Осочники	Черноольшаники	Сплавины
Семейство	2	3	11	9	2
Род	2	6	23	14	5
Вид	3	8	40	18	6

Sanionia uncinata, Plagiothecium laetum), местами обильно обрастающих основания стволов черной ольхи, мертвую древесину и пни.

Флора мелководной зоны прудов не отличается ни разнообразием (отмечено 8 видов), ни оригинальностью, представляя по сути комбинацию видов мочажин черноольховых лесов и сплавин.

Наиболее скудный видовой состав отмечен на участках открытой воды и на сплавинах: 3 и 6 видов соответственно. Особенность первых подчеркивается наличием гидрофильного вида *Riccia fluitans*. Бедность видового состава открытых водных экотопов может быть связана с отсутствием подходящих условий, в частности с низкой прозрачностью воды. Невысокое разнообразие флоры сплавин является следствием, с одной стороны, малого числа видов мхов, активно участвующих в сплавинообразовании, с другой, специфичности условий обитания, свойственных этому экотопу. Здесь представлены только два семейства *Amblystegiaceae* (4 вида) и *Sphagnaceae* (2 вида).

Разнообразие условий обитания исследованных объектов находит свое отражение и в богатстве экологических групп. В общей флоре представлен весь спектр от гидро- до гигромезофитов (табл. 4.3). При этом доля видов, предпочитающих обводненные и сильно переувлажненные местообитания (гидро-, гигрогидро- и гидрогигрофиты) (33,3%), меньше доли гигрофильных видов (гигро- и гигромезофиты) (66,7%). Следует подчеркнуть, что среди гигро- и гигромезофитов весомая доля принадлежит лесным видам, переживающим подтопление (*Climacium dendroides, Dicranum polysetum, Plagiomnium cuspidatum* и др.), а также неспецифичным эпиксильным видам (*Amblystegium serpens, Plagiothecium laetum, Sanionia uncinata* и др.).

Все разнообразие экогрупп выявлено в черноольшаниках и осочниках, где наиболее высока мозаичность рельефа и условий. Остальные экотопы с более равномерной средой обитания ха

Таблица 4.3

Экологический спектр бриофлоры в целом и по экотопам

Экологическая группа	Число видов					
	Всего	Открытая вода	Мелководье	Осочники	Чернооль-шаники	Сплавины
Гидрофиты	1/2,4	1/33,3	–	–	1/5,5	–
Гигрогидрофиты	3/7,1	2/66,7	2/25,0	3/7,5	1/5,5	1/16,7
Гидрогигрофиты	10/23,8	–	6/75,0	10/25,0	4/22,3	5/83,3
Гигрофиты	13/31,0	–	–	13/32,5	7/38,9	–
Гигромезофиты	15/35,7	–	–	14/35,0	5/27,8	–

Примечание. Перед чертой указано число видов, после – процент общего числа видов бриофлор.

Таблица 4.4

Географический спектр бриофлоры прудов

Долготная географическая группа	Широтная географическая группа					
	АБ	ГАБ	Б	БН	ПЗ	Всего
Плюрирегиональная	–	–	–	–	10/23,8	10/23,8
Евразиатско-североамериканская	10/23,8	2/4,8	9/21,4	1/2,4	9/21,4	31/73,8
Евразиатская	–	–	–	–	1/2,4	1/2,4
Всего	10/23,8	2/4,8	9/21,4	1/2,4	20/47,6	42

Примечание. АБ – арктобореальная, ГАБ – гипоарктобореальная, Б – бореальная, БН – бореонеморальная, ПЗ – плюризональная. Перед чертой указано число видов, после – процент общего числа видов бриофлоры.

рактеризуются и меньшей представленностью экологических групп видов.

Для географической структуры бриофлоры (табл. 4.4) характерно, что в долготном отношении все виды имеют очень широкие ареалы: циркумполярное распространение (евразиатско-североамериканское) имеют 73,8% видов мохообразных, остальные виды, за исключением одного евразиатского (*Rhodobryum roseum*), можно рассматривать как плюрирегиональные (гемикосмополитные) (23,8%). Широтные элементы фактически распределяются по двум группам: первая представлена видами с плюризональным распространением (47,6%); вторая – видами, подчеркивающими зональные черты флоры, т. е. преимущественно рас-

Таблица 4.5

Географическая структура бриофлор экотопов

Географическая группа	ОВ	М	О	Ч	С
Широтная группа					
Арктобореальная	2/66,7	2/25,0	10/25,0	3/16,6	1/16,7
Гипоарктобореальная	–	–	2/5,0	1/5,6	–
Бореальная	–	1/12,5	9/22,5	1/5,6	1/16,7
Бореонеморальная	–	–	1/2,5	–	–
Плюризональная	1/33,3	5/62,5	18/45,0	13/72,2	4/66,6
Долготная группа					
Плюрирегиональная	1/33,3	4/50,0	8/20,0	7/38,9	2/33,4
Евразиатско-североамериканская	2/66,7	4/50,0	31/77,5	11/61,1	4/66,6
Евразиатская	–	–	1/2,5	–	–

Примечание. ОВ – открытая вода, М – мелководья, О – осочники, Ч – черноольшаники, С – сплавины. Перед чертой указано число видов, после – процент общего числа видов бриофлор.

пространенными в бореальной зоне [арктобореальные (23,8%), гипоарктобореальные (4,8%), бореальные (21,4%) и бореонеморальные (2,4%)]. В целом же наибольшее число имеют арктобореальные, бореальные, плюризональные голарктические и плюризональные плюрирегиональные виды.

Бриофлоры отдельных экотопов сохраняют основные тенденции географической структуры бриофлоры бобровых прудов в целом – преобладают виды широкого распространения (табл. 4.5).

На изученных объектах большинство видов встречаются редко (14). Изредка встречаются 13 видов, умеренно – 12, часто – 1 (*Calliergonella cuspidata*) и очень часто – 2 вида (*Pleurozium schreberi, Sphagnum squarrosum*). В распределении видов по экотопам заметны сходные тенденции: видов, отмеченных в одном экотопе, – 21, в двух – 14, в трех – 3 (*Calliergon cordifolium, C. megalophyllum, Drepanocladus aduncus*), в четырех – 3 (*Calliergonella cuspidata, Sphagnum squarrosum, Warnstorfia exannulata*), во всех – 1 (*Calliergon giganteum*). Низкая встречаемость видов, вероятно, связана с неравномерностью изученности бриофлоры.

Показатель обилия для большинства видов низкий. В условиях бобровых прудов, в отличие от сосудистых растений, мохообразные в меньшей степени проявляют фитоценотическую активность. Основная доля принадлежит малообильным видам (35), остальные виды (7) имеют среднее обилие, сюда входят виды, формирующие заметные по размеру куртины (*Calliergon giganteum*,

C. megalophyllum, Calliergonella cuspidata, Drepanocladus aduncus, Hypnum lindbergii, Sphagnum squarrosum, S. warnstorfii).

Таким образом, бриофлора бобровых прудов является своеобразным синтезом бриофлор заболоченных лесов, низинных болот и, в меньшей степени, стоячих вод, что указывает на оригинальность объекта и его экотонный характер. Все это подчеркивается специфичным набором видов и широким спектром экологических групп. Отличительной особенностью бриофлоры является ее заметное северное тяготение, что связано с панарктическим и панбореальным происхождением многих рассматриваемых мхов, и отсутствие видов, подчеркивающих ее региональные особенности. Последнее вообще характерно для бриофлор из-за древности возраста мохообразных (Богдановская-Гиенэф, 1946). Видовой состав отдельных экотопов достаточно оригинален и отражает прежде всего особенности гидрорежима. Высокая доля эпиксиальных видов в ольшаниках связана с наличием в них своеобразных местообитаний – приствольных повышений и древесных остатков. Наибольшее число видов отмечено в осочниках, где наблюдается максимальная амплитуда гидрологических и трофических условий.

В результате исследования бриофлоры были выявлены два вида, не указанные для территории заповедника: *Calliergon megalophyllum* и *Campylium stellatum*.

Сосудистые растения

Таксономическая структура

Флора сосудистых растений включает 133 вида[8] из 72 родов и 41 семейства. Цветковые растения представлены 129 видами из 69 родов и 38 семейств, папоротники – 2 видами из 2 родов, 2 семейств, хвощи – 2 видами из 1 рода и 1 семейства (табл. 4.6).

Наибольшим видовым разнообразием отличаются семейства *Cyperaceae* – 23 (среди них 2 гибрида), *Salicaceae* – 13 (включая 3 гибрида), *Poaceae* – 10, *Asteraceae* – 7, *Ranunculaceae* и *Scrophulariaceae* – по 6, *Potamogetonaceae* – 5, *Lamiaceae* и *Polygonaceae* – по 4 вида. В эти 9 семейств входит 58,6% всех таксонов видового ранга, отмеченных на изученных бобровых прудах. Остальные 32 семейства включают 1–3 вида (см. табл. 4.6).

На уровне родов высоким видовым разнообразием выделяются *Carex* (19 таксонов), *Salix* (12), *Potamogeton* (5),

---

[8] Для наиболее полного отражения расового разнообразия в ранге видов рассматриваются и гибридогенные формы.

Таблица 4.6

Таксономическая структура флоры прудов

Семейство	Полная флора		Водная флора	
	родов	видов	родов	видов
1. *Equisetaceae*	1	2	1	2
2. *Athyriaceae*	1	1	–	–
3. *Thelypteridaceae*	1	1	1	1
4. *Salicaceae*	2	13(3)	–	–
5. *Betulaceae*	2	3	–	–
6. *Urticaceae*	1	1	–	–
7. *Polygonaceae*	2	4	2	2
8. *Caryophyllaceae*	2	3	–	–
9. *Nymphaeaceae*	2	2	2	2
10. *Ranunculaceae*	3	6	2	3
11. *Brassicaceae*	1	2	1	1
12. *Grossulariaceae*	1	2	–	–
13. *Rosaceae*	3	3	1	1
14. *Fabaceae*	1	1	–	–
15. *Callitrichaceae*	1	1	1	1
16. *Rhamnaceae*	1	1	–	–
17. *Violaceae*	1	1	–	–
18. *Lythraceae*	1	1	1	1
19. *Onagraceae*	1	3	–	–
20. *Hippuridaceae*	1	1	1	1
21. *Apiaceae*	3	3	1	1
22. *Primulaceae*	2	2	1	1
23. *Menyanthaceae*	1	1	1	1
24. *Boraginaceae*	1	1	–	–
25. *Lamiaceae*	4	4	–	–
26. *Solanaceae*	1	1	–	–
27. *Scrophulariaceae*	3	6	1	2
28. *Lentibulariaceae*	1	3	1	3

Таблица 4.6 (окончание)

Семейство	Полная флора		Водная флора	
	родов	видов	родов	видов
29. *Rubiaceae*	1	2	–	–
30. *Asteraceae*	5	7	–	–
31. *Typhaceae*	1	1	1	1
32. *Sparganiaceae*	1	2	1	2
33. *Potamogetonaceae*	1	5	1	5
34. *Alismataceae*	1	1	1	1
35. *Hydrocharitaceae*	1	1	1	1
36. *Poaceae*	7	10	4	4
37. *Cyperaceae*	4	23(2)	3	9(2)
38. *Araceae*	1	1	1	1
39. *Lemnaceae*	2	3	2	3
40. *Juncaceae*	1	3	–	–
41. *Iridaceae*	1	1	1	1
Всего	72	133	34	51

Примечание. В скобках указано число гибридов.

Calamagrostis, Ranunculus и *Veronica* (по 4 вида). Богатство осок и ив на фоне довольно низкого числа видов рдестов лишний раз подчеркивает особенности исследованного объекта как водно-болотной системы. Причем и рдесты представлены главным образом видами, свойственными болотным водоемам и связанным с ними водотокам (*Potamogeton alpinus, P. berchtoldii*), а также видами с широкой экологической амплитудой (*P. gramineus, P. natans*).

Гидрофильная фракция флоры (гидро-, гело- и гигрогелофиты) или водная флора[9] включает 51 вид из 34 родов и 25 семейств. Соотношение составов водной и полной флор [Б.Ф. Свириденко (1997) называет подобное соотношение индексом гидрофитности] равняется 38,3%, т.е. гидрофильная фракция составляет немногим более 1/3 всей флоры, что заметно ниже, чем во флорах

[9] Принятый нами объем водной флоры почти совпадает с предложенным А.П. Белавской (1994). Так же как и названный выше автор, к водным мы относим растения, для которых водная среда экологически оптимальна.

Таблица 4.7

Таксономическое разнообразие флор конкретных прудов

Таксон	Число таксонов				
	Лоша	Кв. 162	Кв. 187	Заблудашка	Искра
Семейство	38(23)	38(21)	32(18)	38(20)	38(22)
Род	56(26)	63(28)	45(21)	53(26)	61(29)
Вид	94(38)	98(36)	68(27)	94(35)	94(39)

Примечание. В скобках указано число таксонов водных растений.

Таблица 4.8

Сходство флор прудов по коэффициенту Жаккара (K_j, %)

	Лоша	Кв. 162	Кв. 187	Заблудашка	Искра
Лоша		76	58	73	74
Кв. 162	65,52		65	78	78
Кв. 187	55,77	64,36		61	62
Заблудашка	63,48	68,42	60,40		73
Искра	64,91	68,42	62,00	63,48	

Примечание. Над диагональю – меры включения, под диагональю – сходства.

водоемов и водотоков, где этот показатель близок к 50%. Например, для флор малых и средних рек Верхнего Поволжья он равен 47 и 49% соответственно (Бобров, 1999б). Высоким видовым разнообразием выделяются семейства *Cyperaceae* – 9 (среди них 2 гибрида), *Potamogetonaceae* – 5, *Poaceae* – 4, *Lemnaceae, Lentibulariaceae* и *Ranunculaceae* – по 3 вида. В эти 6 семейств входит 52,9% всех таксонов видового ранга, отмеченных на изученных прудах. Остальные 19 семейств включают 1–2 вида (см. табл. 4.6).

Среди родов наиболее богаты видами *Carex* (6 таксонов), *Potamogeton* (5) и *Utricularia* (3). Высокое число видов последнего рода свойственно болотным водоемам, черты которых имеют изученные пруды.

Состав флор конкретных прудов примерно одинаков (табл. 4.7, 4.8). Наибольшее разнообразие полной флоры пруда в кв. 162 можно объяснить большей топологической расчлененностью этого пруда. Только здесь присутствуют сплавины и характерные для них виды, например *Carex chordorrhiza*. Малое разнообразие флоры пруда в кв. 187, а следовательно, и ее наименьшее сходство с другими флорами, происходит, очевидно, от его "молодости". Во флоре этого пруда показательно очень низкое уча-

Таблица 4.9

Таксономическое разнообразие флор экотопов

Таксон	Число таксонов					
	открытая вода	мелко-водье	осочники	черно-ольша-ники	сплавины	плотины и хатки
Семейство	12(12)	23(18)	37(23)	33(19)	12(9)	31(19)
Род	15(15)	33(22)	59(27)	51(22)	12(9)	55(20)
Вид	26(25)	44(27)	101(36)	69(27)	15(10)	80(23)

Примечание. В скобках указано число таксонов водных растений.

стие представителей сем. *Cyperaceae* (только из рода *Carex*), число их видов в 2 раза меньше, чем на других прудах, а число родов ниже в 3 раза. Число таксонов "зрелых" прудов очень сходно как для полных флор, так и для водных. Отметим, что для флоры самого старого пруда на р. Лоше характерны наибольшее число видов рдестов (5 против 3 на остальных прудах) и самое высокое разнообразие ив (10 видов в отличие от 5–7 на других прудах). Оба факта, на наш взгляд, непосредственно связаны с возрастом пруда.

Флоры экотопов имеют значительные различия (табл. 4.9). Максимальным таксономическим разнообразием отличаются осоковые болота, которые занимают наибольшие площади прудов. Их флористическое богатство обусловлено очень высоким разнообразием среды: глубины воды от 0 до 1 м, трофические условия от дис- до эвтрофных и т.д. Здесь в высшей степени реализуются сем. *Cyperaceae* (3 рода и 20 видов) и сем. *Salicaceae*, род *Salix* (12 видов). Главным образом в этих местообитаниях отмечены виды *Juncus*.

Далее следует флора плотин и хаток. В ее составе таксономическим богатством выделяются сем. *Asteraceae* (4 рода, 5 видов), *Onagraceae* (1, 3), *Poaceae* (7, 9) и *Rosaceae* (3, 3), также широко представлены *Salicaceae* (2, 9) и *Cyperaceae* (4, 12), причем последнее семейство здесь включает максимальное число родов. Кроме того, для этой флоры характерна самая низкая доля гидрофильной фракции.

Третья и четвертая позиции принадлежат флоре черноольховых топей и флоре мелководных местообитаний; и та и другая не отличаются оригинальностью.

Предпоследнее и последнее места занимают флоры открытой воды и сплавин соответственно. Для открытых водных пространств прудов характерно наибольшее число видов водных се-

мейств *Potamogetonaceae* (1 род, 5 видов), *Lemnaceae* (2, 3) и *Lentibulariaceae* (1, 3). Минимальное разнообразие флоры сплавин определено спецификой и монотонностью условий местообитания. В обоих флорах водная фракция имеет наиболее высокую долю: 96,2% – в первой, 66,7% – во второй.

Экологическая структура

В экологическом спектре большинство видов флоры (61,7%) принадлежит растениям переувлажненных и влажных местообитаний (гигро- и гигромезофиты), причем первых в 2 раза больше (табл. 4.10). Среди растений, традиционно относящихся к водным, наиболее разнообразны гигрогелофиты, менее – гидрофиты, но самым низким числом видов отличаются гелофиты. Слабая представленность гидрофитов не характерна для "нормальных" водных объектов, в водной фракции флор которых они обычно наиболее многочисленны. По-видимому, специфические условия исследованных бобровых прудов подходящи для ограниченного числа настоящих водных растений.

Рассмотрим особенности экологической структуры флор конкретных прудов. Наименьшее число видов всех экологических групп наблюдается во флоре пруда в кв. 187 (см. табл. 4.10), что является отражением минимального таксономического разнообразия флоры этого пруда в целом. Малое участие гелофитов наблюдается во флоре прудов в кв. 187 и на р. Заблудашке из-за небольших площадей подходящих для видов этой группы местообитаний. Оба пруда расположены на небольших лесных речках, где лесная растительность начинается сразу от уреза воды. По этой же причине на пруду на р. Заблудашке отмечено большее число гигромезофитов, так как в результате образования пруда затопленным оказался приречный лес.

Экологические спектры флор экотопов имеют закономерные различия, обусловленные гидрологическим градиентом (табл. 4.11). Так, флора открытых водных пространств практически полностью состоит из видов гидрофильной фракции с перевесом числа гидрофитов. Во флоре мелководий, по сравнению с предыдущей, резко увеличивается число гидрофильных видов и в 2 раза падает число гидрофитов. Флоры осоковых и черноольховых болот отличаются дальнейшим увеличением числа гигро- и мезофитов и уменьшением числа водных растений. Для флоры осочников характерно максимальное разнообразие гигрофитов, которые наиболее полно реализуют свои экологические особенности именно в открытых болотных и других сходных экотопах. Увеличение разнообразия гигрофильных видов максимально вы-

Таблица 4.10

Экологический спектр флор прудов

Экологические группы	Число видов					
	всего	Лоша	Кв. 162	Кв. 187	Заблудашка	Искра
Гидрофиты	16/12,0	12/12,8	10/10,2	8/11,8	11/11,7	11/11,7
Гелофиты	8/6,0	8/8,5	7/7,1	4/5,9	5/5,3	7/7,4
Гигрогелофиты	27/20,3	18/19,1	19/19,4	15/22,0	19/20,2	21/22,4
Гигрофиты	56/42,1	39/41,5	43/43,9	32/47,1	38/40,4	37/39,4
Гигромезофиты	26/19,6	17/18,1	19/19,4	9/13,2	21/22,4	18/19,1

Примечание. Перед чертой указано число видов, после – процент общего числа видов флор.

Таблица 4.11

Экологический спектр флор экотопов

Экологические группы	Число видов					
	открытая вода	мелководье	осочники	черноольшаники	сплавины	плотины и хатки
Гидрофиты	16/61,5	8/18,2	6/5,9	6/8,7	–	–
Гелофиты	4/15,4	6/13,6	7/6,9	4/5,8	2/13,3	5/6,3
Гигрогелофиты	5/19,3	13/29,6	23/22,8	17/24,6	8/53,4	18/22,5
Гигрофиты	1/3,8	14/31,8	49/48,6	26/37,7	5/33,3	37/46,2
Гигромезофиты		3/6,8	16/15,8	16/23,2	–	20/25,0

Примечание. Перед чертой указано число видов, после – процент общего числа видов флор.

ражено во флоре плотин и хаток: здесь особенно высокое число имеют гигромезофиты. Флора сплавин, как и сами местообитания, специфична и стоит особняком. В экологическом отношении это выражается в значительном перевесе в ее составе гигрогелофитов, представленных в этой флоре главным образом топяными видами (*Calla palustris, Comarum palustre, Menyanthes trifoliata, Thelypteris palustris* и др.).

Географическая структура

В широтном плане флора прудов имеет отчетливый бореальный характер, так как большинство видов приурочены к бореальной, либо сопредельным зонам. В эту группу входит 72 бореальных вида, 2 арктобореальных, 3 гипоарктобореальных и 20 бореонеморальных видов. Остальные 31 вид имеют плюризональное распространение, 5 являются гибридогенными формами

Таблица 4.12

Географический спектр флоры прудов

Долготная географическая группа	Широтная географическая группа					Всего
	АБ	ГАБ	Б	БН	ПЗ	
Плюрирегиональная	–	–	–	–	5(5)	5(5)
Евразиатско-североамериканская	–	1(1)	26(13)	3(–)	17(3)	47(27)
Евразиатская	–	–	16(2)	3(–)	4(1)	23(3)
Евросибирско-североамериканская	–	–	1(–)	1(–)	1(1)	3(1)
Евросибирская	1(1)	1(1)	10(2)	4(2)	2(2)	18(8)
Европейско-североамериканская	–	–	–	3(1)	–	3(1)
Европейско-западно-сибирская	1(–)	–	12(2)	4(1)	1(1)	18(4)
Европейская	–	1(–)	6(–)	2(–)	1(–)	10(–)
Адвентивные виды						1(–)
Гибриды						5(2)
Всего	2(1)	3(2)	72(19)	20(4)	31(23)	133(51)

Примечание. АБ – арктобореальная, ГАБ – гипоарктобореальная, Б – бореальная, БН – бореонеморальная, ПЗ – плюризональная. В скобках указано число видов водных растений.

с неустановленными ареалами, 1 вид представляет собой адвентивное включение (табл. 4.12).

В долготном плане преобладают широко распространенные виды (см. табл. 4.12). Наибольшее их число имеет евразиатско-североамериканский ареал (46). Значительным числом видов представлены евразиатская (23), евросибирская (18) и европейско-западносибирская (18) группы. Европейские, подчеркивающие региональные черты флоры, виды немногочисленны (10). Интересно, что больше половины представителей последней группы – это кустарниковые (*Ribes spicatum, Salix aurita, S. myrsinifolia, S. phylicifolia*) и древесные (*Alnus glutinosa, A. incana*) формы.

В целом во флоре преобладают бореальные евразиатско-североамериканские (26), бореальные евразиатские (16) и плюризональные евразиатско-североамериканские (17) виды (см. табл. 4.12).

В отличие от полной флоры в водной фракции заметно возрастает доля плюризональных видов (см. табл. 4.12), т.е. наблюдается ослабление зональных черт, что отражает общий интразональный характер гидрофильных флор. В долготном отношении больше половины видов имеют голарктическое

Таблица 4.13

Географическая структура флор конкретных прудов

Географическая группа	Лоша	Кв. 162	Кв. 187	Заблудашка	Искра
Широтная группа					
Арктобореальная	1(1)	2(1)	1(1)	1(1)	1(1)
Гипоарктобореальная	2(1)	1(1)	1(1)	2(2)	2(1)
Бореальная	49(12)	60(14)	37(13)	53(15)	58(16)
Бореонеморальная	13(3)	13(4)	5(2)	17(3)	11(4)
Плюризональная	25(20)	22(16)	13(10)	21(14)	21(16)
Долготная группа					
Плюрирегиональная	4(4)	2(2)	2(2)	3(3)	2(2)
Евразиатско-североамериканская	35(23)	38(22)	21(17)	34(22)	37(23)
Евразиатская	16(2)	18(2)	12(2)	20(2)	18(3)
Евросибирско-североамериканская	3(1)	1(–)	1(–)	2(–)	1(–)
Евросибирская	9(4)	15(7)	7(4)	13(6)	14(5)
Европейско-североамериканская	1(–)	1(1)	–(–)	1(–)	1(1)
Европейско-западносибирская	15(3)	16(2)	11(2)	13(2)	15(4)
Европейская	7(–)	6(–)	2(–)	7(–)	4(–)
Адвентивные виды	–(–)	1(–)	1(–)	1(–)	1(–)
Гибриды	4(1)	–(–)	–(–)	–(–)	1(1)

Примечание. В скобках указано число видов водных растений.

распространение. Европейские виды в гидрофильной фракции отсутствуют.

Хорологические спектры флоры конкретных прудов очень сходны благодаря близости их видовых составов (табл. 4.13). Незначительно большее видовое богатство флоры пруда в кв. 162, обусловленное главным образом гигрофильными видами, выражается в некотором усилении зональных черт этой флоры. Низкое разнообразие флоры в кв. 187 отражается лишь на числе видов в составе той или иной группы, но не на долевом участии групп видов в хорологическом спектре флоры. Особенности видовых составов гидрофильных флор прудов также сказываются на географической структуре. Наиболее слабо зональные черты проявляются у водной флоры самого старого пруда на р. Лоше за счет большего участия в ее составе гидро- и гелофитов.

Флоры экотопов в географическом плане имеют значительные различия, так жс как их видовой состав и экологическая структура (табл. 4.14). Флора открытых водных пространств характеризуется доминированием плюризональных и голарктических видов. Во флоре мелководий уже преобладают бореальные голарктические виды. Флора осоковых болот, как самая богатая,

Таблица 4.14

Географическая структура флор экотопов

Географическая группа	ОВ	М	О	Ч	С	ПХ
Широтная группа						
Арктобореальная	1(1)	1(1)	2(1)	–(–)	–(–)	–(–)
Гипоарктобореальная	–(–)	2(2)	2(1)	–(–)	1(1)	2(1)
Бореальная	8(8)	23(10)	58(17)	44(14)	11(6)	48(10)
Бореонеморальная	1(1)	5(2)	16(3)	9(3)	1(1)	15(4)
Плюризональная	16(15)	13(12)	18(12)	15(9)	2(2)	15(8)
Долготная группа						
Плюрирегиональная	3(3)	1(1)	2(2)	3(3)	–(–)	1(1)
Евразиатско-североамериканская	17(16)	20(15)	38(21)	22(15)	12(9)	25(13)
Евразиатская	–(–)	6(3)	19(3)	16(2)	–(–)	19(3)
Евросибирско-североамериканская	1(1)	2(–)	2(–)	1(–)	–(–)	2(–)
Евросибирская	4(4)	6(5)	11(4)	8(2)	–(–)	11(4)
Европейско-североамериканская	–(–)	2(1)	1(–)	–(–)	–(–)	1(1)
Европейско-западно-сибирская	1(1)	5(2)	16(4)	14(4)	2(1)	12(1)
Европейская	–(–)	1(–)	7(–)	4(–)	1(–)	8(–)
Адвентивные виды	–(–)	1(–)	–(–)	–(–)	–(–)	1(–)
Гибриды	–(–)	–(–)	5(2)	1(1)	–(–)	–(–)

Примечание. ОВ – открытая вода, М – мелководья, О – осочники, Ч – черноольшаники, С – сплавины, ПХ – плотины и хатки. В скобках указано число видов водных растений.

отличается разнообразием хорологических групп видов. Ее специфику в широтном отношении подчеркивают бореальные и бореонеморальные виды, в долготном – гол- и палеарктические виды, а также виды с более узкими евросибирскими и европейскими ареалами, т.е. заметно некоторое усиление южного тяготения флоры. Благодаря сходству экологических условий, в основном гидрологических, сходные черты с флорой осочников имеют флоры черноольховых топей и бобровых построек. В последней наиболее выражены региональные особенности, так как только в ее составе отмечены европейские *Epilobium pseudorubescens* и *Stellaria nemorum*. Флора сплавин выделяется почти полным доминированием бореальных евразиатско-североамериканских видов, что обусловлено преобладанием в ее составе топяных видов.

Водные флоры экотопов имеют гораздо меньше различий. В их составах преобладают виды бореальной и плюризональной широтных групп и евразиатско-североамериканской долготной группы. Причем плюризональные виды доминируют только во флоре открытой воды.

Анализ встречаемости и обилия

На исследованных бобровых прудах наибольшее число видов (53) встречается очень часто. К часто встречаемым относится 14 видов, видов с умеренной встречаемостью 23, изредка встречаемых – 15 и редких – 28. Водные растения отличаются более высокой встречаемостью. Половина их состава (24 вида) отмечена на всех прудах, часто встречается 4 вида, умеренно – 6, изредка – 4 и на отдельных прудах найдено 13 видов.

Среди редких растений заслуживают внимания *Calamagrostis phragmitoides, Carex chordorrhiza, Potamogeton obtusifolius, Ranunculus gmelinii, Utricularia minor* и *Veronica anagallis-aquatica.*

Во всех выделенных пространственных структурах отмечен только *Calla palustris*, на 5 из них встречается 8 видов (*Alnus glutinosa, Carex pseudocyperus, C. rostrata, Equisetum fluviatile, Menyanthes trifoliata, Naumburgia thyrsiflora, Ranunculus lingua* и *Sparganium natans*), в 4 экотопах найдено 19 видов (*Carex aquatilis, Cicuta virosa, Hydrocharis morsus-ranae, Potamogeton berchtoldii, Thelypteris palustris, Utricularia intermedia, U. vulgaris* и др.), в трех – 32 (*Calamagrostis cancescens, Cardamine dentata, Carex elongata, Filipendula denudata, Myosotis palustris, Potamogeton alpinus, Thyselinum palustre, Viola epipsila* и др.), в двух – 44 (*Calamagrostis neglecta, Callitriche palustris, Carex cespitosa, Eriophorum vaginatum, Nuphar lutea, Nymphaea candida, Potamogeton natans, Sonchus uliginosus* и др.) и в каком-либо одном из экотопов отмечено 29 видов (*Carex chordorrhiza, C. lasiocarpa, Eriophorum polystachyon, Lemna trisulca, Potamogeton obtusifolius, Ranunculus gmelinii, Salix lapponum, Utricularia minor* и др.). Таким образом, в пространственном отношении большинство видов встречаются в 2–3 экотопах с близкими экологическими условиями.

Интересно, что встречаемость видов по прудам прямо связана с встречаемостью по экотопам, т.е. наиболее обычные на прудах виды являются и наиболее активными, занимающими широкий спектр местообитаний. Большая часть очень часто встречаемых видов отмечена в 3–4 экотопах, часто встречаемых – в 2–3, умеренно встречаемых – в основном в 2 экотопах, изредка встречаемых – в 1–2, а редко – в 1 местообитании (рис. 4.2).

По показателю обилия виды распределены следующим образом: наибольшее число имеют малообильные виды (105), видов со средним обилием – 23 (*Alnus glutinosa, Calamagrostis canescens, Calla palustris, Carex acuta, C. elongata, C. rostrata, C. vesicaria, Hydrocharis morsus-ranae, Lemna minor, Menyanthes trifoliata, Phragmites australis, Potamogeton berchtoldii, P. natans, Salix cinerea, Sparganium natans, Thelypteris palustirs* и др.), очень обильных ви-



Рис. 4.2. Зависимость частоты встречаемости видов по экотопам от частоты встречаемости по прудам

дов – всего 5 (*Calamagrostis phragmitoides, Carex aquatilis, C. cespitosa, Nuphar lutea, Spirodela polyrhiza*).

Большинство средне- и очень обильных видов широко распространены по прудам и по экотопам; они являются доминантами и эдификаторами. Среди редких видов высокое обилие отмечено у *Calamagrostis phragmitoides* (кв. 162), *Carex acuta* × *aquatilis* (Искра), *C. chordorrhiza* (кв. 162), *C.* × *pannewitziana* (Лоша), *Potamogeton gramineus* (Лоша), *P. obtusifolius* (Лоша) и *Spirodela polyrhiza* (Заблудашка).

Примечательно, что наибольшее число видов с высоким и средним обилием входит в состав гидрофильной фракции флоры, в то время как малообильные виды представлены в подавляющем большинстве гигро- и гигромезофильными видами.

Пространственная структура

В этом разделе рассматриваются связи выделенных нами флор пространственных структур (экотопов). Для этого было проведено их попарное сравнение с использованием коэффициента Жаккара. Рассчитанные меры включения и сходства помещены в табл. 4.15.

Как видно из полученных данных, наиболее близки флоры осочников, бобровых построек и черноольшаников (K_j = = 49,0–56,0%), которые характеризуются экологически близкими условиями среды, особенно по фактору увлажнения. Их связь осуществляется в основном за счет видов влажных и переувлажненных местообитаний (гигрогело-, гигро- и гигромезофитов). Остальные флоры достаточно самостоятельны. Флора

Таблица 4.15

Сходство флор экотопов по коэффициенту Жаккара (K_j, %)

	Открытая вода	Мелководье	Осочники	Черноольшаник	Сплавины	Плотины и хатки
Открытая вода		14	14	13	6	7
Мелководья	25,00		31	20	8	29
Осочники	12,39	27,19		60	14	65
Черноольшаник	15,85	21,51	54,55		10	49
Сплавины	17,14	15,69	13,73	13,51		11
Плотины и хатки	7,07	30,53	56,03	49,00	13,10	

Примечание. Над диагональю значения включения, под диагональю – сходства.

мелководий, занимая экотопы промежуточного типа, почти в равной степени слабо связана с вышеуказанными флорами (K_j = 21,5–30,5%) за счет гигрофильных видов и, благодаря гигрофильным растениям, – с флорой открытой воды (K_j = 25,0%). Самую слабую связь со всеми флорами обнаруживает экологически самостоятельная флора сплавин (K_j = 13,5–17,1%). Примечательно, что высокое сходство с большинством флор экотопов имеет флора осочников, которую можно рассматривать в качестве центрального и характерного компонента флоры прудов в целом.

Для иллюстрации изложенного выше на основании данных по мерам сходства с использованием программы "Statistica, ver. 5.0", мы построили дендрограмму сходства флор экотопов (рис. 4.3).

Таким образом, флора сосудистых растений бобровых прудов представляет собой интегрированную систему водной и болотной флор, что и определяет ее своеобразие в целом, и своеобразие ее гидрофильной фракции. Так, по таксономической структуре исследованная флора более сближена с болотными флорами, чем с флорами водоемов и водотоков. Например, появление в составе ведущих семейств и родов водной флоры сем. *Lentibulariaceae* с родом *Utricularia* наиболее характерно болотным водоемам мочажинного типа. Различие флор конкретных прудов очень слабое и определяется главным образом их возрастом. Напротив, экотопологическая дифференциация исследованной флоры весьма отчетлива и обусловлена в основном гидрологическим градиентом. Разнообразие флор экотопов определяется широтой спектра условий среды. Так, высокое разнообразие гидрологических

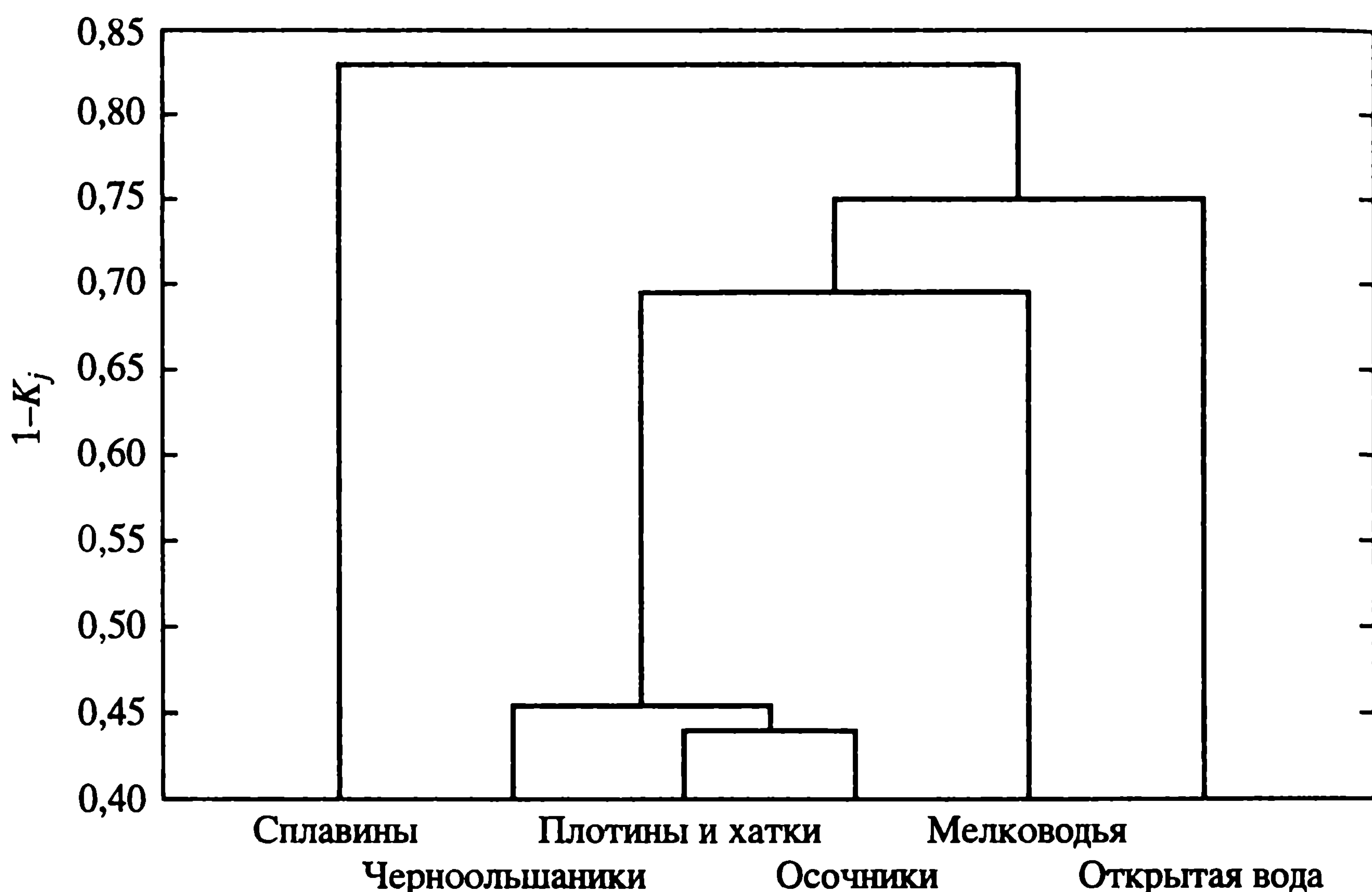


Рис. 4.3. Дендрограмма сходства флор экотопов

и трофических условий осоковых болот определяет их наибольшее флористическое сходство.

В результате инвентаризации состава флоры выявлен ряд новых видов и гибридов сосудистых растений для Дарвинского заповедника (*Betula* × *aurata, Calamagrostis phragmitoides, Cardamine amara, Carex acuta* × *aquatilis, C.* × *pannewitziana, Filipendula denudata, Myosotis lithuanica, Salix aurita* × *myrsinifolia, S.* × *multinervis, S.* × *vaudensis, Sonchus uliginosus, Utricularia minor, Veronica anagallis-aquatica*) и уточнено распространение некоторых редких видов (*Carex chordorrhiza, C. echinata, C. juncella, Potamogeton alpinus, P obtusifolius, Ranunculus gmelinii, Ribes spicatum, Sparganium natans*).

ВЫВОДЫ

1. Флора бобровых прудов Дарвинского заповедника в целом, т.е. совокупность бриофлоры и флоры сосудистых растений, носит переходный характер от водных флор к болотным, представляя собой их интегрированную систему. В ее составе наиболее полно представлены виды растений, свойственные низинным болотам и связанным с ними водоемам и водотокам.

2. Богатство флоры исследованных прудов определяется их возрастом и экотопологической расчлененностью. Так, флоры "зрелых" прудов на реках Лоше, Заблудашке, Искре и пруда в

кв. 162 заметно отличаются богатством от флоры “молодого” пруда в кв. 187. Наибольшим разнообразием выделяется флора пруда в кв. 162, который характеризуется самой высокой топологической расчлененностью и выраженностью пространственных структур.

3. Состав и разнообразие флор экотопов прямо зависит от разнообразия их экологических условий, в первую очередь гидрологических и трофических. Максимальным таксономическим разнообразием отличаются осочники, занимающие наибольшие площади прудов, в которых разнообразие микрорельефа, гидрологических и трофических условий позволяет соседствовать видам обводненных и умеренно влажных, дистрофных и эвтрофных местообитаний. Наиболее сближены флоры экотопов, характеризующихся экологически близкими условиями среды, особенно по фактору увлажнения.

4. Доля видов, предпочитающих обводненные и переувлажненные местообитания (гидро-, гигрогидро- и гидрогигрофиты), меньше доли видов влажных экотопов (гигро- и гигромезофиты). Все разнообразие экогрупп выявлено в черноольшаниках и осочниках, где наиболее высока мозаичность рельефа и условий. Остальные экотопы с более равномерной средой обитания характеризуются и меньшей представленностью экологических групп видов.

5. Флора бобровых прудов отличается преобладанием в ее составе видов с протяженными в долготном отношении ареалами, в основном голарктическими. В широтном же плане флора обладает отчетливым зональным (бореальным) характером. При этом бриофлора имеет несколько более северное тяготение в основном за счет видов, свойственных переходным болотам, а флора сосудистых – более южное, обусловленное присутствием в ее составе видов, присущих низинным травяным и черноольховым болотам.

6. В составе изученной флоры наибольшее число среди мохообразных имеют виды с низкой встречаемостью, а среди сосудистых растений – виды, встречающиеся очень часто. По показателю обилия основная доля принадлежит малообильным видам. Ценотически активные на прудах растения имеют среднее и высокое обилие. Наибольшее число видов со средним и высоким обилием входит в состав гидрофильной фракции флоры, в то время как малообильные растения представлены в подавляющем большинстве гигро- и гигромезофильными видами.

7. Деятельность бобра, в результате которой происходит увеличение площадей водно-болотных экосистем, представляется в настоящее время важным фактором поддержания и увеличения биоразнообразия растительного покрова. На бобровых прудах произрастает целый ряд видов редких растений для Дарвинского заповедника и прилегающих территорий.

Глава 5

ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК ПОД ВЛИЯНИЕМ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ

Состояние сообществ гидробионтов малых рек определяют различные нарушения, трансформирующие важнейшие морфометрические, гидрологические и химические параметры среды. Наиболее мощные нарушения происходят под влиянием жизнедеятельности бобров.

Цель работы – выявить основные черты трансформации видового состава и трофической структуры зоопланктона малых рек под влиянием жизнедеятельности бобров.

МЕТОДЫ СБОРА, ОБРАБОТКИ И АНАЛИЗА ДАННЫХ

Основой анализа послужили материалы, собранные на малых реках Дарвинского государственного заповедника. Отбор проб в 1991–1998 гг. проводили ежемесячно, с мая по октябрь, либо в мае, июле, сентябре. Для анализа использовали средние за все сезоны данные. Исследованиями были охвачены бобровые пруды на реках Искре, Лоше, Чимсоре, Шелухе, Заблудашке, Ветке. Учитывали возраст прудов, их проточность и степень зарастания макрофитами. Проточным считался пруд, в котором вода бежит (переливается) через гребень плотины независимо от количества осадков и сезона. В слабопроточном пруду вода стоит вровень с гребнем и переливается через него только в период выпадения обильных осадков, а в остальное время существует лишь диффузный сток через тело плотины. В качестве контроля исследовали проточные участки р. Искры, расположенные выше бобровых поселений, так как это единственно доступный водоток на территории Дарвинского государственного заповедника, на котором в течение 1991–1993 гг. сохранялись ненарушенные речные участки, тем более что большинство морфометрических и гидрологических характеристик этого водотока идентично таковым других исследованных рек.

Таблица 5.1

Показатели видового состава и трофической структуры зоопланктона

Видовой состав и количественное обилие	Трофическая структура
Число видов Численность (N) Биомасса (B)	Соотношение мирных и хищных форм ($N_{Cladocera}/N_{Cyclopoida}$)
Соотношение таксономических групп, %	Обилие экологических групп, выделенных на основе анализа способов питания и передвижения в пространстве, % (Чуйков, 1981, 1995)
Индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) и по биомассе (H_B)	Индекс трофности, E (Мяэметс, 1980) Продукция (P) и рацион (C) зоопланктона (Определение продукции популяций..., 2000)

Данные по продукции и рационам зоопланктеров различных трофических групп были получены на малых реках Дарвинского заповедника (Вологодская область), а также Ярославской, Костромской и Ивановской областей. Для анализа были выбраны характерные участки: фоновые (под пологом леса с песчано-каменистым дном) – на реках Латке и Куекше, загрязняемые – на Латке и Ягорбе, зарегулированные человеком на Куекше и Талке, зарегулированные бобрами – на Латке и Ветке.

Пробы отбирали 5-литровым ведром и планктонобатометром. Через планктонную сеть с размером ячеи 0,064 мм процеживали от 40 до 100 л воды с последующей фиксацией 4%-ным раствором формалина. Камеральную обработку сборов проводили согласно принятой в гидробиологии методике (Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975). Всего было собрано, обработано и проанализировано около 300 проб.

Для анализа зоопланктона использовали широко применяемые в гидробиологии характеристики (табл. 5.1).

Для проведения сравнительного анализа использовали собственные и литературные данные по зоопланктону фоновых, загрязняемых участков малых рек, а также их зарегулированных устьевых зон.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК

Определение организмов зоопланктона проводили с помощью широко используемых определителей (Рылов, 1948; Кутикова, 1970; Смирнов, 1971; Монченко, 1974; Определитель пресновод-

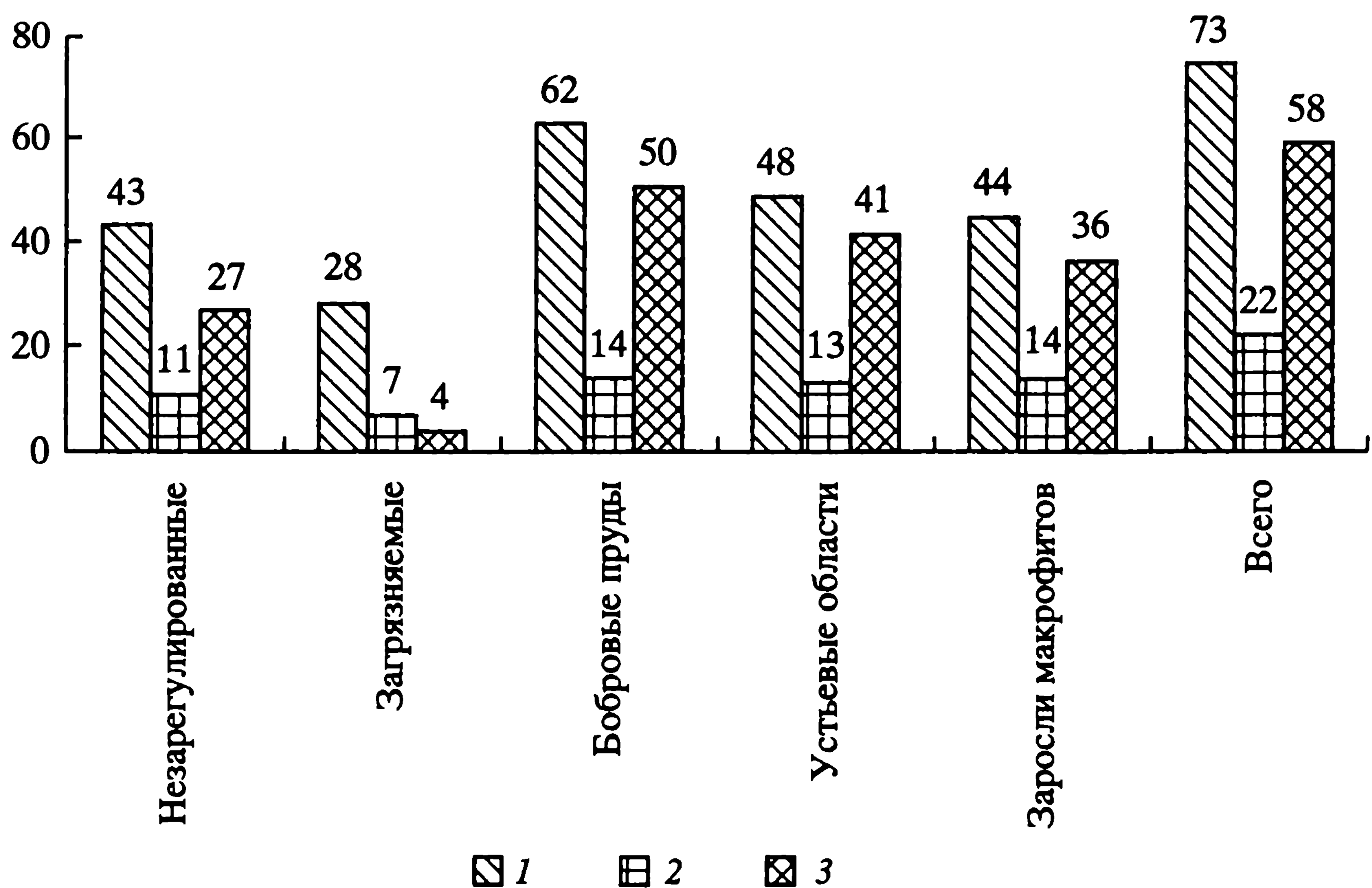


Рис. 5.1. Число видов зоопланктона на различных биотопах малых рек
1 – Rotatoria; 2 – Copepoda; 3 – Cladocera

ных беспозвоночных европейской части..., 1977; Боруцкий, Степанова, 1991; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1994; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1995).

Всего на различных биотопах изученных малых рек обнаружено 156 видов планктонных беспозвоночных. Основу фауны составляют коловратки – 75 видов (47,7%) и ветвистоусые ракообразные – 59 видов (37,9%). Веслоногих ракообразных отмечено 22 вида (14,4%) (рис. 5.1). Наибольшее количество видов обнаружили в условиях изменения режима проточности в результате жизнедеятельности бобров – 128 видов (82% общего состава).

В зоопланктоне зон влияния бобров наиболее часто присутствуют виды, характерные для водоемов различного типа: озерные – *Polyarthra dolichoptera, P. longiremis, Notholca acuminata*; виды, встречающиеся в озерах, прудах и зарослях высших водных растений: *Acroperus harpae, Euchlanis dilatata, Simocephalus vetulus*; способный вести нейстонный образ жизни *Scapholeberis mucronata*; характерный для болот *Trichotria truncata*; донные формы: *Pleuroxus trigonellus, Macrotrix laticornis*, а также пелагические *Daphnia longispina, Bosmina obtusirostris, B. coregoni* и др.

Следовательно, в условиях влияния жизнедеятельности бобров увеличивается число видов животных планктона по сравнению с фоновыми, загрязняемыми в результате деятельности человека и зарегулированными устьевыми участками малых рек.

ПРОЦЕССЫ ТРАНСФОРМАЦИИ ЗООПЛАНКТОНА БОБРОВЫХ ПРУДОВ КАК РЕАКЦИЯ НА ЭВТРОФИРОВАНИЕ И ЭКОТОНИЗАЦИЮ

Уже в первый год функционирования прудов, еще сохраняющих проточность, повышалось относительное обилие ветвистоусых рачков в общей численности и биомассе зоопланктона (рис. 5.2, в, е). В проточных прудах возраста 4 лет и более по сравнению с контрольными участками рек в общей численности сокращалась доля веслоногих ракообразных, и сохранялось доминирование ветвистоусых по численности и биомассе (рис. 5.2, б, в, д, е). В слабопроточных прудах отмечены максимальные отличия по сравнению как с фоновыми участками рек, так и с проточными прудами – достоверно снижалась доля коловраток, а обилие ветвистоусых возрастало (рис. 5.2, а, в, г, е).

На первых этапах существования в проточных прудах, по сравнению с фоновыми участками рек, отмечена тенденция к повышению числа видов (табл. 5.2). Но с увеличением времени жизни пруда и уменьшением проточности видовое разнообразие снижалось. Аналогичные изменения происходили и с выравненностью зоопланктона – индексом видового разнообразия Шеннона–Уивера (табл. 5.2). В зарастающих макрофитами прудах его величины оставались высокими, что отмечалось ранее и в рыбоводных зарастающих прудах (Камлюк, 1992).

Абсолютные величины численности и биомассы зоопланктона имеют достаточно широкий размах межгодовых колебаний и зависимы от многих факторов, в том числе от характера истока реки, морфометрии и очередности прудов в каскаде, посещаемости бобрами, особенностей года и пр. Поэтому для анализа взяли средние величины данных за вегетационный сезон 1993 г., когда одновременно были изучены все категории участков. В дальнейшем фоновые участки были преобразованы бобрами в пруды и не могли служить контролем.

В бобровых прудах по мере снижения проточности и увеличения срока существования происходило достоверное увеличение численности и биомассы зоопланктеров (рис. 5.3, а, б).

По величине индекса трофности на начальном этапе существования прудов отмечена тенденция к изменению вод с мезотрофных до эвтрофных, а с течением времени вновь к снижению до мезотрофных (табл. 5.3). Следовательно, происходила стабилизация процесса изменения трофности за счет развития кладоцер, а не коловраток, как это характерно для участков рек и озер, испытывающих антропогенное эвтрофирование (Андроникова, 1996; Крылов, 2001).

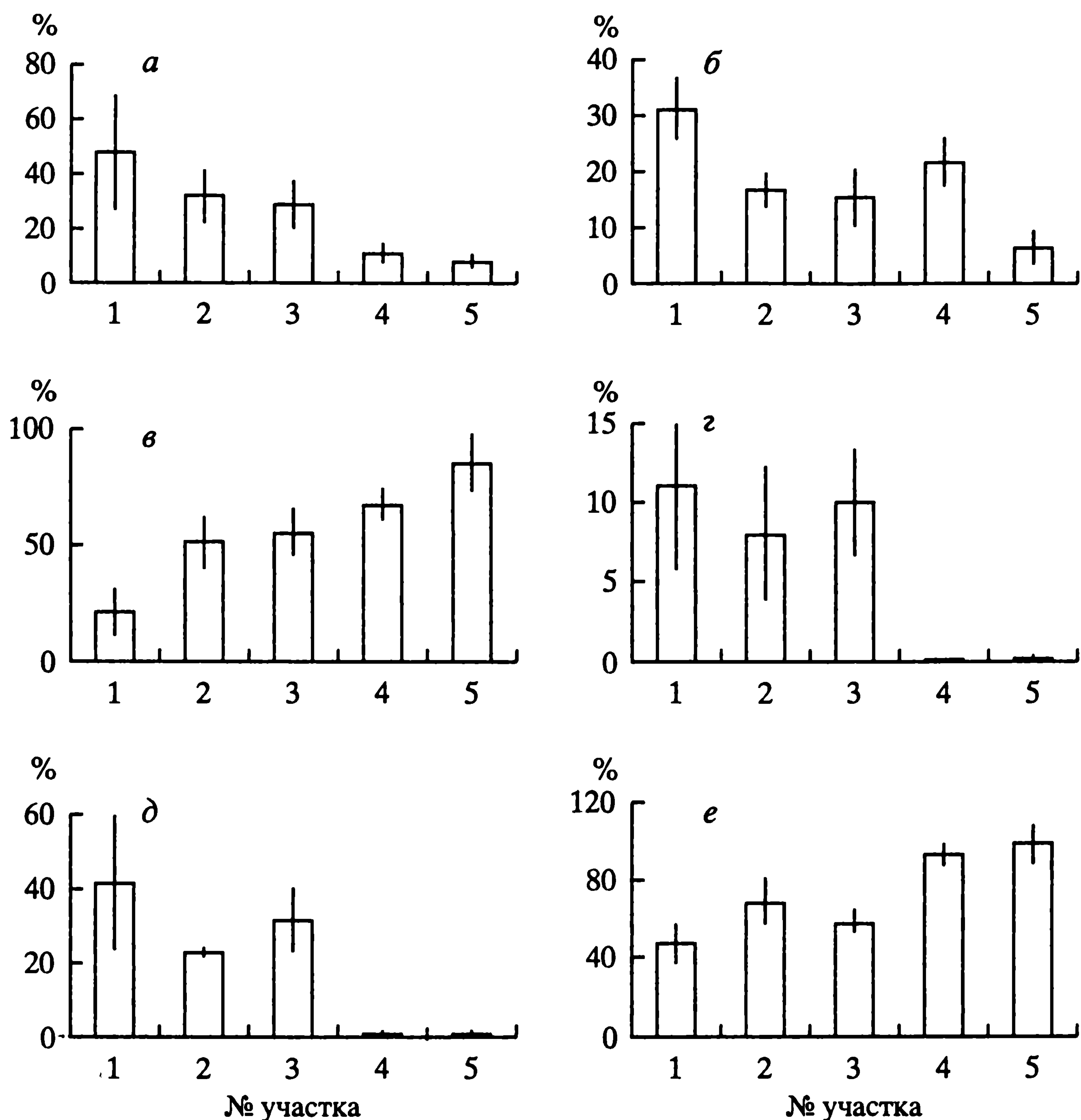


Рис. 5.2. Относительное обилие от общей численности коловраток (а), веслоногих (б), ветвистоусых (в) и от общей биомассы коловраток (г), веслоногих (д) и ветвистоусых ракообразных (е) на фоновых участках рек (1), проточных бобровых прудах 1-го года существования (2), проточных бобровых прудах 4 и более лет существования (3), слабопроточных бобровых прудах (4) и слабопроточных бобровых прудах, заросших макрофитами (5)

Под влиянием жизнедеятельности бобров изменялась и трофическая структура зоопланктона. В бобровых прудах по мере снижения проточности и увеличения сроков существования величина $N_{Cladocera}/N_{Cyclopoida}$ возрастала с 0,4 на фоновых участках до 18,5 в слабопроточных прудах и до 15,3 в слабопроточных прудах, заросших макрофитами (см. табл. 5.3).

Известно, что на начальных этапах антропического эвтрофирования увеличивается обилие первичных фильтраторов и вертикаторов, питающихся в водной толще, а затем на более позд-

Таблица 5.2

Число видов и индекс Шеннона зоопланктона исследованных участков

Показатель		1	2	3	4	5
Количество видов	Rotatoria	4±1,0	6±1,2	6,0±0,8	2±0,3	2±1,2
	Copepoda	2±0,8	3±0,4	2±0,3	2±0,2	2±0,6
	Cladocera	4±0,5	6±1,6	7+0,7	4±0,5	7±0,4
	Всего	10±0,8	14±1,3	15±2,1	8±0,5	11±1,2
H_N		1,8±0,2	2,0±0,3	1,7±0,2	0,9±0,1	1,9±0,3
H_B		1,5±0,1	1,8±0,1	0,9±0,1	0,2±0,06	2,2±0,1

Примечание. Фоновые участки рек (1), проточные бобровые пруды 1-го года существования (2), проточные бобровые пруды 4 и более лет существования (3), слабопроточные бобровые пруды (4) и слабопроточные бобровые пруды, заросшие макрофитами (5).

них этапах повышается доля организмов, добывающих пищу, отложенную на дне (Чуйков, 1995). В бобровых прудах уже в первый год существования и в дальнейшем по мере старения и снижения проточности заметно увеличивалась доля фильтраторов и вертикаторов, питающихся в толще воды (см. табл. 5.3).

Увеличение обилия этой группы на начальном этапе существования пруда может быть вызвано повышением содержания органического детрита, возникающего при бактериальном разложении затопленной прудами лесной подстилки, что отмечалось и в других исследованиях (Nummi, 1989). По этой же причине в первый год формирования прудов увеличивалась доля организмов, способных добывать пищу с субстрата (вторичных фильтраторов, собирателей фито-детритофагов и эврифагов, вертикаторов).

Известно, что интенсивная фильтрация крупных кладоцер эффективно перемещает частицы в водной толще и снижает интенсивность оседания пищи, необходимой для животных, ведущих придонный образ жизни (Korinek et al., 1987; Nummi, 1989). Поэтому по мере увеличения сроков существования прудов обилие организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата, снижалось, так как возрастало обилие плавающих первичных фильтраторов, представленных видами крупных Daphniidae (см. табл. 5.3).

Влияние жизнедеятельности бобров, в том числе и вызываемое ими эвтрофирование, на некоторых прудах проявляется в обильном развитии макрофитов. Благодаря этому возрастала доля фитофильных первичных фильтраторов, способных вести плавающий и прикрепленный к субстрату образ жизни. Также увеличивалось обилие организмов, добывающих пищу с субстра-

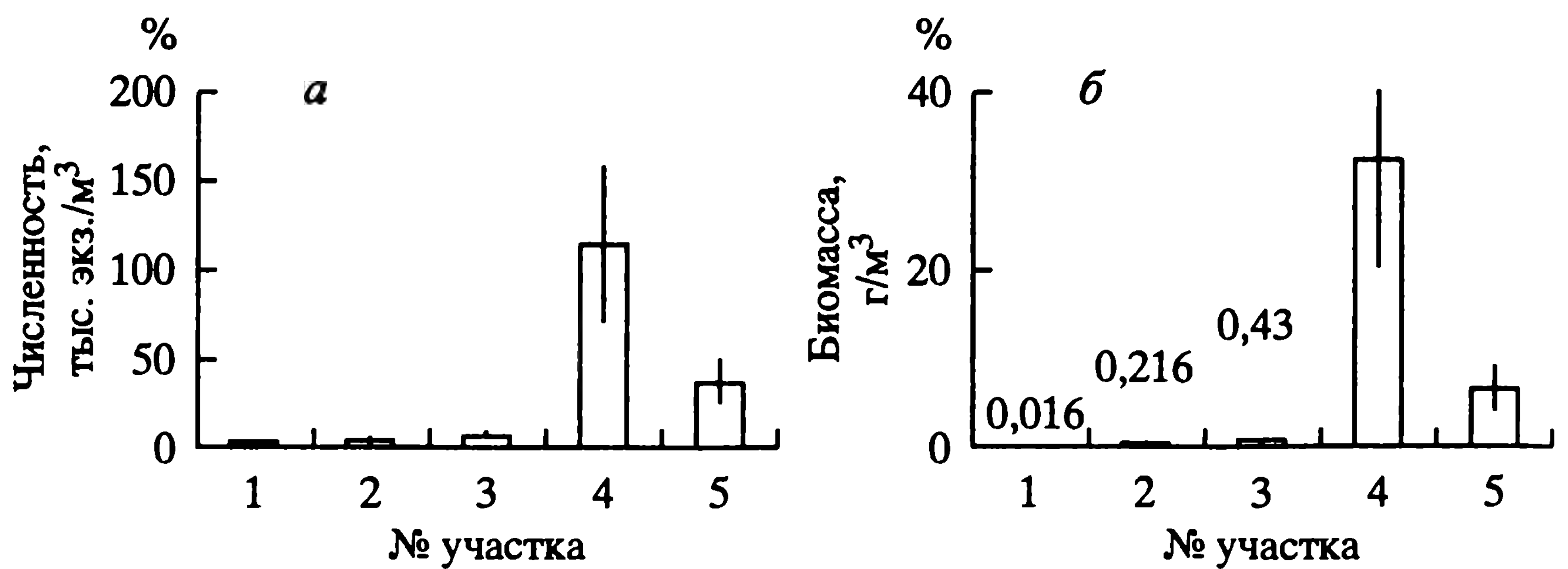


Рис. 5.3. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона на фоновых участках рек (1), проточных бобровых прудах 1-го года существования (2), проточных бобровых прудах 4 и более лет существования (3), слабопроточных бобровых прудах (4) и слабопроточных бобровых прудах, заросших макрофитами (5)

та, благодаря большому количеству детрита из-за разлагающихся растений (см. табл. 5.3).

Уровень развития плавающих первичных фильтраторов и вертикаторов выступает своего рода индикатором состояния качества среды, сезонной сукцессии зоопланктона малых рек и показателем реакции зоопланктона на избыточное поступление органических и биогенных веществ на различных стадиях антропогенного эвтрофирования (Крылов, 1996, 2001, 2002 а, б). Сезонная сукцессия трофической структуры зоопланктеров в бобровых прудах имела наибольшее сходство с зоопланктоном устьевых областей малых рек (рис. 5.4), где наличие краевого эффекта позволяет характеризовать их как экотоны. В бобровых прудах так же, как и в этих зонах на протяжении всего вегетационного периода, преобладали первичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды. Причем, как отмечалось выше, их доля возрастала по мере увеличения сроков жизни и снижения проточности прудов.

Важную информацию об эвтрофировании водных объектов несут данные по продукции и рационам зоопланктеров различных трофических групп. Продукция и рацион организмов зоопланктона различных биотопов малых рек имели определенную сезонную динамику и различались между собой. Весной на всех типах участков ведущую роль в продукции играли мирные зоопланктеры, питающиеся в толще воды (табл. 5.4). Причем наибольшее значение они имели на загрязняемых и зарегулированных бобрами участках. В зоопланктоне зарегулированных человеком участков преобладали придонные животные, причем максимальной продукции и рационов достигали хищники. На остальных участках основную часть пищи потребляли мирные животные толщи воды. Исключение составлял зоопланктон фоновых участков, где относительно высокой была роль мирных беспозвоночных, связанных с субстра-

Таблица 5.3

Индекс трофности, $N_{Cladocera}/N_{Cyclopoida}$ и соотношение экологических групп зоопланктеров

Показатель	Участок				
	1	2	3	4	5
Индекс трофности, *E*	1,9±0,8	3,0±0,5	1,50±0,2	0,3±0,1	0,2±0,05
$N_{Clad.}/N_{Cycl.}$	0,4±0,2	8,6±1,39	7,4±1,6	18,5±2,8	15,3±2,3
Экологические группы					
I	18,5±5,0	39,0±6,1	50,3±4,8	66,2±3,2	29,9±4,2
II	2,8±0,5	23,5±3,2	22,6±2,5	11,7±1,8	3,0±0,4
III	3,0±0,3	0,2±0,1	0,3±0,1	1,2±0,2	0,5±0,3
Всего плавающих форм	24,3±8,4	62,7±14,2	73,2±6,3	79,1±7,8	33,4±18,2
IV	13,6±0,9	0,5±0,07	0,1±0,01	0,01±0,02	0,5±0,04
V	9,4±0,8	21,7±1,1	10,7±0,8	4,5±0,4	15,2±1,0
VI	4,0±0,03	0,1±0,01	0,1±0,01	0,5±0,05	0,1±0,01
VII	0,2±0,02	0,1±0,01	0,1±0,01	0,1±0,01	0,1±0,01
Всего ползающе-плавающих форм	27,2±7,1	22,4±10,1	11,0±4,8	5,11±2,4	15,9±9,3
VIII	0,6±0,08	2,0±1,0	3,8±2,2	4,7±1,3	31,3±2,1
IX	0,1±0,008	0,01±0,006	0,008±0,0002	0,1±0,005	0,1±0,006
Всего прикрепленных форм	0,7±0,4	2,0±0,3	3,8±0,8	4,8±0,8	31,4±2,5

Примечание. I – плавание/вертикация, первичная фильтрация; II – плавание/фильтрация+захват, всасывание; III – плавание/активный захват; IV – плавание+ползание/вертикация и всасывание; V – ползание+плавание/вторичная фильтрация; VI – ползание+плавание/собиратели-фито-, детрито- и эврифаги; VII – ползание+плавание/хищники; VIII – плавание+прикрепление к субстрату/первичная фильтрация; IX – прикрепление к субстрату+плавание/вертикация. Фоновые участки рек (1), проточные бобровые пруды 1-го года существования (2), проточные бобровые пруды 4 и более лет существования (3), слабопроточные бобровые пруды (4) и слабопроточные бобровые пруды, заросшие макрофитами (5).

том, и хищников, питающихся в толще воды. Максимальное количество пищи потреблялось в бобровых прудах, минимальное – на фоновых участках.

Летом на фоновых, а также зарегулированных человеком и бобрами участках максимальные величины продукции и рацио-

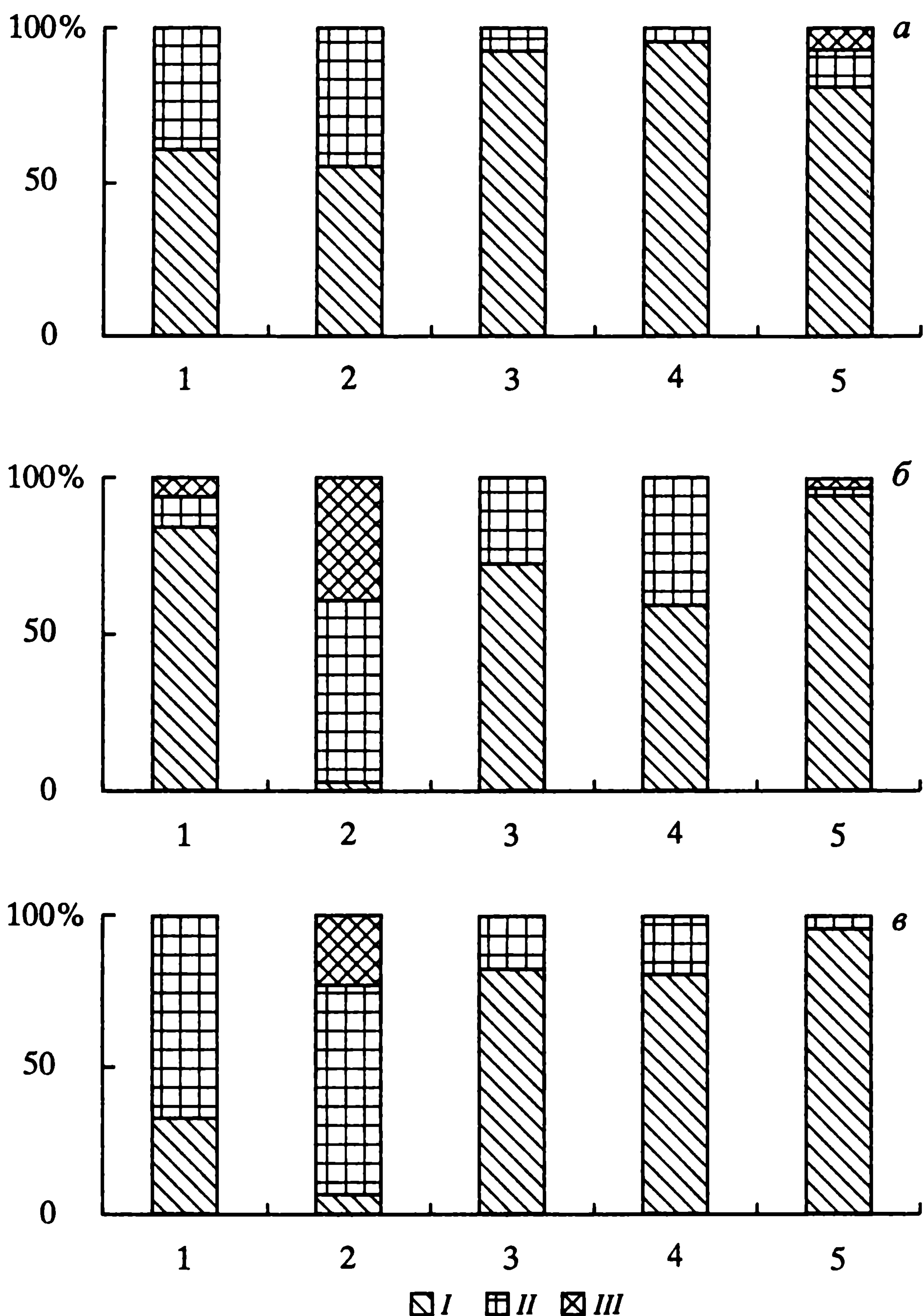


Рис. 5.4. Соотношение экологических групп на различных биотопах малых рек

1 – фоновые участки; 2 – загрязняемые участки; 3 – фоновые экотоны; 4 – загрязняемые экотоны; 5 – участки, испытывающие зоогенное влияние. I – плавающие организмы, добывающие пищу в толще воды; II – плавающе-ползающие и ползающе-плавающие организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата; III – прикрепленно-плавающие организмы: а – весной, б – летом, в – осенью

нов принадлежали мирным беспозвоночным, питающимся в толще воды, на загрязняемых – мирным и хищным организмам, добывающим пищу с поверхности субстрата. Максимальное количество пищи, как и весной, добывалось в бобровых прудах, минимальное – на фоновых участках (см. табл. 5.4).

Осенью на фоновых и загрязняемых участках максимальных величин продукции достигали хищники толщи воды и мирные

Таблица 5.4

Продукция и рационы трофических групп зоопланктона на различных участках малых рек в различные сезоны

Показатель	Тип участка			
	1	2	3	4
		Весна		
$P_ф$, ккал/м^3	0,005	0,3	0,3	0,8
$P_{пх}$, ккал/м^3	0,003	0,05	0,02	0,01
$P_{сс}$, ккал/м^3	0,001	0,003	0,10	0,01
$P_{хс}$, ккал/м^3	0,001	0,0003	0,32	0,01
C общий, ккал/м^3	0,04	1,6	3,7	4,0
$C_ф$, %	39,4	88,2	42,2	96,3
$C_{пх}$,%	19,5	10,7	1,8	1,2
$C_{сс}$, %	26,2	1,0	13,8	1,7
$C_{хс}$, %	13,8	0,1	43,0	0,9
		Лето		
$P_ф$, ккал/м^3	0,023	0,02	10,5	18,6
$P_{пх}$, ккал/м^3	0,015	0,01	1,0	0,5
$P_{сс}$, ккал/м^3	0,017	0,3	5,1	0,06
$P_{хс}$, ккал/м^3	0,014	0,3	0,8	0,02
C общий, ккал/м^3	0,3	3,6	83,2	90,5
$C_ф$, %	31,2	2,5	59,0	97,6
$C_{пх}$,%	21,5	1,2	4,3	2,0
$C_{сс}$, %	26,2	48,9	31,9	0,3
$C_{хс}$, %	21,2	47,4	4,8	0,1
		Осень		
$P_ф$, ккал/м^3	0,002	0,0005	0,6	20,4
$P_{пх}$, ккал/м^3	0,005	0,01	1,4	0,7
$P_{сс}$, ккал/м^3	0,003	0,009	8,1	0,08
$P_{хс}$, ккал/м^3	0,001	0,007	3,9	0,07
C общий, ккал/м^3	0,06	0,1	77,8	85,6
$C_ф$, %	21,3	2,5	3,1	95,1
$C_{пх}$, %	32,2	1,2	8,9	4,0
$C_{сс}$, %	34,7	48,9	76,3	0,5
$C_{хс}$, %	11,8	47,4	11,7	0,4

Примечание. 1 – фоновые медленнотекущие участки; 2 – загрязняемый медленнотекущий участок; 3 – зарегулированные человеком участки; 4 – участки, зарегулированные бобрами; $P(C)_ф$ – продукция (рацион) мирных животных, питающихся в толще воды; $P(C)_{пх}$ – хищных животных, питающихся в толще воды; $P(C)_{сс}$ – мирных животных, питающихся с поверхности субстрата и в толще воды; $P(C)_{хс}$ – хищных животных, питающихся с поверхности субстрата и в толще воды.

беспозвоночные, связанные с субстратом (см. табл. 5.4). На участках, зарегулированных человеком, наибольшая продукция была у мирных зоопланктеров, связанных с субстратом, в бобровых прудах – у мирных животных толщи воды. Рационы увеличивались при загрязнении стоками, а также при зарегулировании человеком и бобрами (см. табл. 5.4). На фоновых участках основную часть пищи животные добывали в толще воды, причем доминировали хищники. В условиях влияния стоков основное потребление велось с поверхности субстрата мирными и хищными формами. В прудах, созданных человеком, также доминировали организмы, питающиеся с субстрата за счет мирных беспозвоночных. В бобровых прудах основу потребителей составляли мирные беспозвоночные, питающиеся в толще воды.

Следовательно, в течение вегетационного периода происходила смена руководящих трофических групп зоопланктеров в сторону увеличения продукции и рационов организмов, питающихся с поверхности субстрата. Причем, раньше всего – уже летом – это наблюдали при влиянии стоков различных предприятий по переработке сельскохозяйственной продукции. Кроме этого, при загрязнении увеличивалась роль хищников, что также ранее отмечалось при эвтрофировании как проявление неадекватного ответа системы, выведенной из состояния равновесия (Кузнецова, 2002). В зоопланктоне бобровых прудов в течение всего вегетационного периода ведущую роль играли мирные животные, добывающие пищу в толще воды.

В целом за вегетационный период в зонах контакта сточных и речных вод в среднем в 50 раз возрастала продукция мирного зоопланктона (рис. 5.5, а). Как следствие с 0,4 до 5,3 ккал/м^3 увеличивался рацион зоопланктона, причем наиболее заметную роль в этом играли организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата, – вторичные фильтраторы, вертикаторы, собиратели фито-детритофаги и эврифаги (34,1 против 25,5% на фоновых) (рис. 5.5, б). Кроме этого, возрастала роль хищников, питающихся на поверхности субстрата (32,5 против 19% на фоновых).

При зарегулировании фоновых участков малых рек в ходе хозяйственной деятельности человека продукционные характеристики мирных зоопланктеров увеличивались еще более как по сравнению с фоновыми участками (в 617 раз), так и с загрязняемыми (в 35 раз) (см. рис. 5.5, а). Количество потребляемой пищи возрастало в 352 и 30 раз соответственно, причем до 58% повышалась роль организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата (рис. 5.5, б).

Максимальная продукция мирного зоопланктона, а также рацион зоопланктеров отмечены при зарегулировании стока боб-

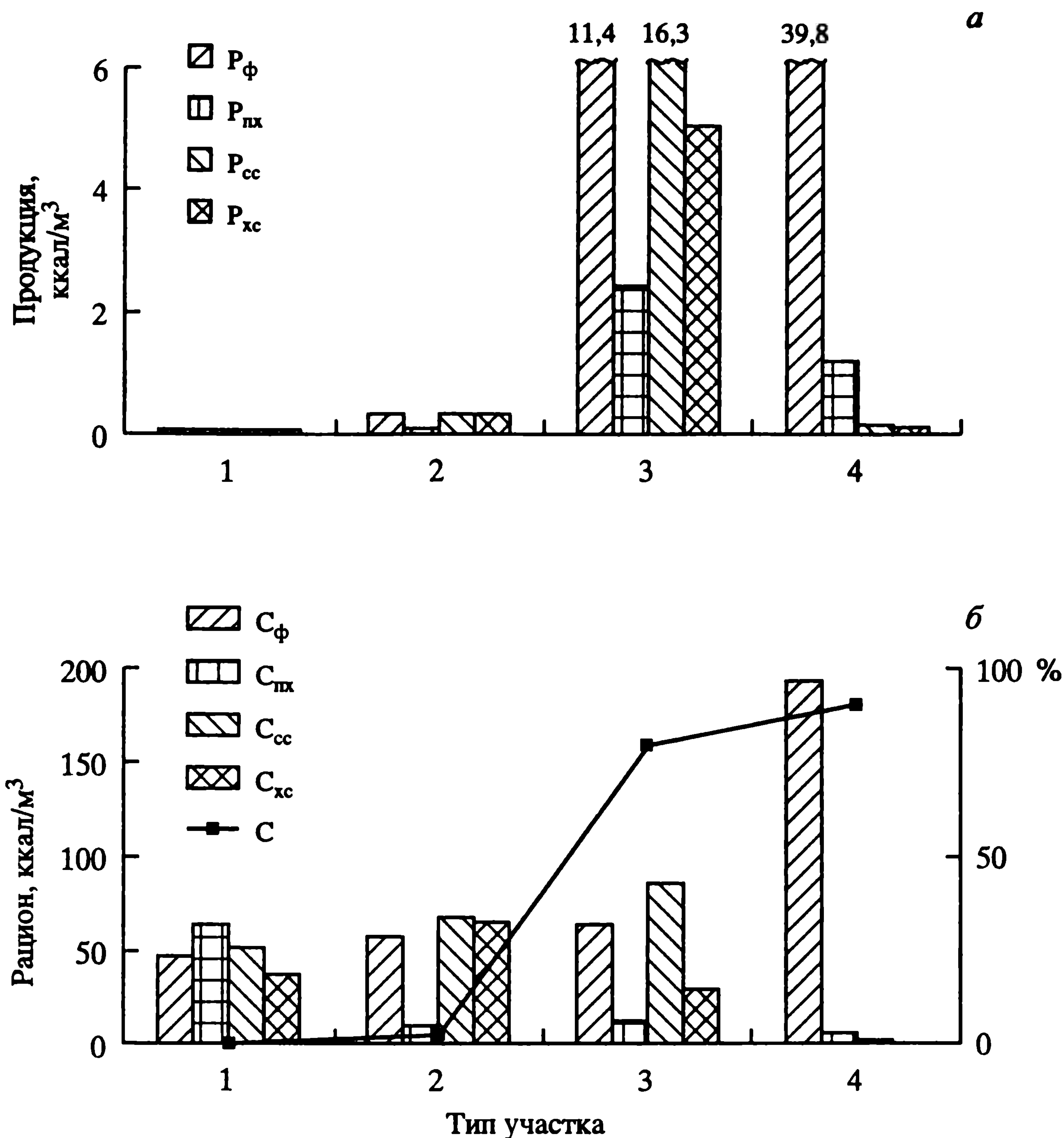


Рис. 5.5. Продукция (а) и рационы (б) трофических групп зоопланктона различных участков малых рек

1 – фоновые медленнотекущие участки; 2 – загрязняемый медленнотекущий участок; 3 – зарегулированные человеком участки; 4 – зарегулированные бобрами; $P(C)_ф$ – продукция (рацион) мирных животных, питающихся в толще воды; $P(C)_{пх}$ – хищных животных, питающихся в толще воды; $P(C)_{сс}$ – мирных животных, питающихся с поверхности субстрата и в толще воды; $P(C)_{хс}$ – хищных животных, питающихся с поверхности субстрата и в толще воды

рами – 40 и 180 ккал/м³ соответственно (рис. 5.5, а, б). Основную роль в потреблении пищи играли организмы, добывающие корм в толще воды (96,4%) (см. рис. 5.5, б).

Таким образом, на малых реках при влиянии жизнедеятельности бобров происходит увеличение продукции и рационов мирных зоопланктеров, что характерно и при эвтрофировании водоемов (Андроникова, 1996). Причем, если в случае антропического эвтрофирования ведущую роль играют организмы, добы-

Таблица 5.5

Признаки антропического и зоогенного эвтрофирования озер, прудов и рек

Характеристика зоопланктона	При антропическом эвтрофировании озер (Андроникова, 1996)	При антропическом эвтрофировании удобряемых прудов (Брагинский, 1957; Молотков, Свирский, 1975)	При антропическом эвтрофировании рек (Крылов, 1996, 2001, 2002а, б)	При влиянии жизнедеятельности бобров
Видовое разнообразие (H_N, H_B)	Снижается	Снижается	Снижается	Снижается (за исключением прудов, зарастающих макрофитами)
Развитие видов-индикаторов	Массовое	Массовое	Массовое	Отсутствие (кроме периодов с нарушением паводкового режима)
Число доминирующих видов	Уменьшается	Уменьшается	Уменьшается	Уменьшается
$N_{Cladocera}/N_{Cyclohoida}$	Увеличивается	Снижается при увеличении сроков эксплуатации	Увеличивается до стадии угнетения; в дальнейшем снижается	Увеличивается
Численность	Увеличивается	Увеличивается	Увеличивается до стадии угнетения; в дальнейшем снижается	Увеличивается
Биомасса	Увеличивается до гиперэвтрофной стадии; в дальнейшем снижается	Увеличивается до гиперэвтрофной стадии; в дальнейшем снижается	Увеличивается до промежуточной стадии; в дальнейшем снижается	Увеличивается
Трофическая структура	Увеличивается доля первичных и вторичных фильтраторов	Доля первичных фильтраторов увеличивается в течение краткого промежутка времени; в дальнейшем увеличивается доля хищников	Доля первичных фильтраторов увеличивается до промежуточной стадии; в дальнейшем увеличивается доля собирателей-эврифагов и хищников, добывающих пищу с поверхности субстрата	Увеличивается доля первичных фильтраторов

вающие пищу с поверхности субстрата, что также отмечали в водоемах и водотоках Северного Прикаспия и Северного Каспия (Чуйков, 1995), то в бобровых прудах зарегистрированы максимальные рационы и продукция мирных животных, не связанных с субстратом.

Следовательно, строительная деятельность бобров способствует образованию в речной системе биотопов экотонного типа, в которых развиваются комплексы планктонных беспозвоночных, характеризующиеся рядом черт сходства и отличий с зоопланктоном при антропическом эвтрофировании озер, прудов и рек (табл. 5.5).

В бобровых прудах, как при антропическом эвтрофировании озер и рек, снижается видовое разнообразие. Однако в отличие от реакции на антропическое влияние в зоопланктоне увеличивается доля Cladocera. При эвтрофировании озер и прудов массового развития наряду с ветвистоусыми рачками достигают Rotatoria, а при эвтрофировании речных участков наряду с коловратками развиваются Cyclopoida (Брагинский, 1957; Андроникова, 1996; Крылов, 2002б).

Доминирование представителей крупных кладоцер – отличительная черта эвтрофирования в бобровых прудах, тогда как в озерах (Андроникова, 1996) и удобряемых прудах (Брагинский, 1957) они быстро сменяются мелкими формами. Кроме этого, как в течение вегетационного сезона, так и в многолетнем ряду в бобровых прудах отмечены высокие численности и биомассы, что характерно для зоопланктона экотонов.

И в бобровых прудах и в экотонах зон контакта речных и водохранилищных вод в течение всего периода открытой воды остается высокой доля организмов, добывающих пищу в толще воды за счет развития первичных фильтраторов и вертикаторов. В отличие от антропического эвтрофирования, не регистрируется высокого обилия планктеров, добывающих пищу с поверхности субстрата – хищников, фито-детритофагов и эврифагов, вторичных фильтраторов, плавающих хищников, а также прикрепленных к субстрату и способных к плаванию вертикаторов. В бобровых прудах не развиваются виды-индикаторы высокой степени органической нагрузки.

Следовательно, по показателям видового состава и трофической структуры зоопланктона бобровые пруды – это экотоны, для которых характерно поддержание системы на ранней или средней сукцессионной стадии, в отличие от зоопланктона рек, озер и прудов при антропическом эвтрофировании.

До сих пор недостаточно раскрыт вопрос сравнительного анализа зоопланктона в условиях малых рек, зарегулированных

Таблица 5.6

Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона зарегулированных участков рек

Показатель		Река	Значение
Число видов		Куекша Ветка Талка	12±3 13±2 8,0±2
Численность, тыс.экз./м^3		Куекша Ветка Талка	94,4±92,1 131,7±43,7 6,2±5,1
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	Куекша Ветка Талка	23,9±19,1 3,3±1,7 75,1±15,2
	Copepoda	Куекша Ветка Талка	36,8±14,6 18,9±13,7 13,4±8,8
	Cladocera	Куекша Ветка Талка	39,3±33,4 77,8±15,5 3,2±2,7
	Биомасса, г/м^3	Куекша Ветка Талка	3,4±2,8 47,8±23,4 0,1±0,097
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	Куекша Ветка Талка	11,5±9,4 0,007±0,005 23,30±4,8 ,
	Copepoda	Куекша Ветка Талка	25,25±20,4 1,70±1,5 58,3±18,2
	Cladocera	Куекша Ветка Талка	63,2±46,9 98,3±1,7 6,7±5,6
Индекс Шеннона	H_N	Куекша Ветка Талка	2,35±0,35 1,44±0,32 0,50±0,39
	H_B	Куекша Ветка Талка	1,75±0,71 0,78±0,21 0,90±0,30
Относительное обилие организмов, добывающих пищу в толще воды, %		Куекша Ветка Талка	25,68±15,8 63,24±9,9 9,10±4,7

Таблица 5.6 (окончание)

Показатель	Река	Значение
Относительное обилие организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата, %	Куекша Ветка Талка	32,83±25,1 7,04±5,0 75,80±15,3
Относительное обилие прикрепленно-плавающих организмов, %	Куекша Ветка Талка	0,25±0,5 6,24±6,9 14,20±6,0

человеком, с зоопланктоном прудов, созданных бобрами. Некоторые тенденции удалось обнаружить при сопоставлении количественного обилия, разнообразия и трофической структуры зоопланктона различных прудов малых рек Средней Полосы в летний сезон. С этой целью в 2001–2003 гг. были изучены зарегулированный участок заповедной р. Куекши (Костромская обл., Островский р-н) (n = 9), в 1993–1994 гг. загрязняемый людьми аналогичный участок р. Талки (г. Иваново) (n = 6) и в 1993–1995 гг. бобровый пруд р. Ветки (Дарвинский заповедник) (n = 10).

Низкие величины биомассы и числа видов зоопланктона зарегистрированы на зарегулированных человеком участках рек, причем минимальные величины – в загрязняемом пруду р. Талки (табл. 5.6). По численности первенствовали бобровый и зарегулированный пруды на заповедных территориях. В зоопланктоне загрязняемого пруда отмечены достоверно более высокое относительное обилие коловраток и низкая доля кладоцер.

Максимальная выравненность зоопланктона зафиксирована на заповедной территории – на зарегулированном участке р. Куекши. Различались и комплексы доминирующих видов. Так, в бобровом пруду по численности и биомассе преобладали *Daphnia longispina, Simocephalus vetulus, Polyphemus pediculus;* в пруду р. Куекши по численности доминировали *Keratella quadrata, Euchlanis dilatata*, науплиусы и копеподиты циклопов, *Bosmina longirostris, Ceriodaphnia megops*, по биомассе – науплиусы и копеподиты циклопов, *Bosmina longirostris, Eucyclops serrulatus*; в загрязняемом пруду р. Талки и по численности и по биомассе первенствовали коловратки рода *Brachionus, Rotaria rotatoria, Keratella cochlearis, K. quadrata, Synchaeta pectinata.*

В трофической структуре зоопланктона созданных человеком прудов зарегистрировано достоверно более низкое обилие организмов, добывающих пищу в толще воды (см. табл. 5.6). Од-

нако минимальная доля этих животных отмечена в зоопланктоне загрязняемого пруда р. Талки за счет доминирования питающихся на поверхности субстрата организмов.

Обилие прикрепленно-плавающих организмов в бобровом и загрязняемом прудах не имело достоверных различий. Но в бобровом пруду их основу составляли фитофильные виды первичных фильтраторов: *Simocephalus vetulus, Scapholeberis mucronata*, в то время как при загрязнении – вертикаторы: представители р. *Rotaria*.

В целом при зарегулировании рек человеком наблюдается увеличение численности зоопланктеров. При этом биомасса животных не возрастает до величин, наблюдаемых в бобровых прудах, в которых основу сообществ составляют крупные виды ветвистоусых, существующие благодаря продуктам метаболизма бобров. В искусственно созданном пруду доминируют ювенильные стадии веслоногих и мелкие виды ветвистоусых, характерные для эвтрофных вод. В загрязняемых антропических прудах количественное обилие зоопланктона имеет минимальные величины, а в трофической структуре преобладают организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата за счет видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки.

Следовательно, зоопланктон бобровых прудов по сравнению с созданными человеком прудами имеет практически те же отличия, которые были выявлены при сравнении их с фоновыми и с загрязняемыми участками рек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В геоботанике в отдельную категорию выделены зоохоры – растения, диаспоры которых распространяются животными, т.е. отдельную категорию представляют зоогенные факторы. Животные – неотъемлемые элементы экосистем. Однако сила и масштабы влияния некоторых из них столь велики, и они настолько глубоко изменяют направление и скорость процессов, что мы, вслед за геоботаниками, выделили их в отдельный тип факторов. Точно так это было сделано при выделении антропических факторов.

Как известно, до настоящего времени выделено два типа эвтрофирования – естественное и антропическое. Человек – неотъемлемая часть живой природы, и широкий спектр его деятельности – составляющая естественных процессов увеличения трофности водных объектов. Однако по некоторым признакам – масштабам воздействия и увеличению скорости процессов эвтрофи-

рования – деятельность человека выделена в отдельный тип эвтрофирования.

Жизнедеятельность бобров (как и других ключевых видов животных) также является неотъемлемой частью естественных процессов. Но, принимая во внимание весьма мощное и масштабное расселение бобров в регионах России и других государств, а также специфичные, по сравнению с антропическим влиянием, черты реакции сообществ, увеличение скорости эвтрофирования под влиянием их жизнедеятельности, мы вводим понятие зоогенного эвтрофирования.

Возникает закономерный вопрос: считать ли зоогенным эвтрофированием влияние продуктов жизнедеятельности крупного рогатого скота, поступающих с ферм или пастбищ? С нашей точки зрения – нет. Это антропическое эвтрофирование, так как численность и биомасса этих животных и создаваемая ими нагрузка на экосистему определяются и контролируются человеком. Хотя не исключено, что природные сообщества копытных (например, бегемоты в водотоках и водоемах Африки или стада антилоп) могут оказывать эвтрофирующий эффект. И это случай зоогенного эвтрофирования.

Необходимо отметить, что чаще всего зоогенное влияние имеет некий импульсно-стабилизированный характер – переложный тип поселений бобров, кочевки копытных, перелет птиц (например, бакланов) на зимовку.

При всяких рассуждениях о положительной или отрицательной роли отдельных видов животных или растений в жизни природных экосистем и человека трудно найти объективные критерии. Однако в отношении бобров вполне определенно можно сказать, что создание ими на малых водотоках биотопов экотонного типа в нарушенных человеком местообитаниях способствует интенсификации процессов биологического самоочищения за счет массового развития крупных видов кладоцер.

Глава 6

ВИДОВОЙ СОСТАВ, ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПИЩЕВЫЕ СЕТИ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВОДОТОКАХ, ИЗМЕНЕННЫХ БОБРОМ

Рассматривается влияние средообразующей деятельности бобра (*Castor fiber*) на видовой состав, трофическую структуру и пищевые сети макробеспозвоночных водотоков различной морфометрии и гидрологии. Деятельность бобров приводит к замене лотических таксонов макробеспозвоночных лентическими, а в трофической структуре наибольшее значение получают группы, потребляющие тонкий детрит: фильтраторы, фильтраторы-собиратели, глотатели. Отмечено увеличение численности и биомассы организмов в зависимости от освещенности и возраста пруда. Местообитания, модифицированные бобром, характеризовались высокой пространственно-временной вариабельностью структурных и функциональных показателей.

ВВЕДЕНИЕ

По вопросам организации речных экосистем имеется множество работ, в целом ряде которых отмечается необходимость объединения двух основополагающих взглядов – концепции речного континуума (КРК) (Vannote et al., 1980) и динамики пятен (Townsend, 1989). В некоторых работах поднимается вопрос о соотношении стохастизма и детерминизма в процессах организации речных сообществ (Hildrew, Townsend, 1987), причем большинство исследователей подчеркивают важную роль случайных временных факторов, в частности нарушений (Богатов, 1994; Resh et al., 1988). Как отмечает Р. Маргалеф (1992), сначала сообщество развивается стихийно на неструктурированном основании и лишь затем сводится к определенному типу. Однако, если рассматривать реку как пространственную мозаику пятен, находящихся на разных этапах развития, то оценить соотношение стохастизма и детерминизма весьма не просто. В ряде работ рассматривается влияние на структуру сообществ макробеспозвоночных определенного типа зоогенного нарушения – средообразующей дея-

тельности бобра (Дгебуадзе и др., 2000, 2001; Hodkinson, 1975; Naiman et al., 1984; McDowell, Naiman, 1986).

Известно, что строительство бобром плотин и утилизация древесных пород по берегам рек низкого порядка приводят к модификации лотических местообитаний (Neff, 1957; Naiman et al., 1988). Результаты исследований Смита с сотрудниками (Smith et al., 1991) показывают, что бобровые плотины изменяют речные экосистемы продольно. В данном случае КРК не противоречит концепции мозаичности, континуум лотической экосистемы прерывается плотинами, построенными бобрами (Naiman et al., 1985). Конкретно, изменяются скорость течения и состав грунтов, поэтому в бобровых прудах можно выделить эррозионные и осадконакопительные участки, между которыми отмечены (Barmuta, 1989) последовательные изменения в структуре бентосного сообщества. Значение плотин (независимо от их происхождения) обсуждается в работе Билби и Ликенса (Bilby, Likens, 1980), ими отмечено, что плотины аккумулируют в ложе реки большое количество органического вещества, препятствуя его выносу из бассейна. Также отмечено (Smock et al., 1989), что продукция речных макробеспозвоночных, развивающихся на древесном материале плотин, существенно выше, чем в донных отложениях. При анализе зависимости развития сообщества от различных факторов показано (Hawkins et al., 1982), что древесное окружение оказалось более важным фактором, влияющим на общее количество и структуру сообществ макробеспозвоночных в реках, чем характер грунта. Открытые участки рек богаче бентосом, чем затененные, в них больше собирателей тонких частиц, фильтраторов и хищников (Murphy, Hall 1981). При рассмотрении трофической структуры ручьевых сообществ макробеспозвоночных для зон галерейного леса (Gray, Johnson 1988) отмечено доминирование мелких, быстрорастущих собирателей, малое количество фильтраторов-собирателей и примерно равное соотношение соскабливателей и хищников. Главное отличие сообществ галерейного леса – большое количество фитодетритофагов, питающихся листьями и грубым детритом древесного происхождения. Влияние прибрежной растительности на структуру сообществ макробеспозвоночных посредством воздействия на источники пищи отмечено также в работах Дадгеона (Dudgeon, 1988) и Лестера с соавторами (Lester et al., 1996). Поступающее аллохтонное органическое вещество в условиях замедленного течения вызывает дефицит кислорода, что приводит к пространственным и сезонным вариациям в структуре и функционировании сообществ небольших запруженных водотоков (Outridge, 1988).

Несмотря на обилие зарубежных работ по данной тематике, в России влиянию средообразующей деятельности бобра на сообщества макробеспозвоночных уделяется крайне мало внимания. В данной работе делается попытка обнаружения некоторых закономерностей развития видовой, трофической структуры и пищевых сетей макробеспозвоночных в водотоках Вологодской области, измененных бобром.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в вегетационный период 1995–1996 и 1999 гг. на двух водотоках (реках Лоше и Заблудашке) Дарвинского заповедника Череповецкого района Вологодской области.

Изучаемый район реки Лоши был подразделен на 4 дискретных станции (бобровых пруда).

Станция 1. Головная и наиболее ранняя по времени образования в каскаде прудов р. Лоши. Прудовый участок открытой экспозиции, осадконакопительный, среди водных макрофитов преобладают осоки и куртины кубышки, мощные донные отложения (в основном детрит водных макрофитов), глубина 1,0–1,5 м, течение слабое. Исследована в 1996 и 1999 гг.

Станция 2а. Русловой участок эррозионый, частично открытой экспозиции, заросли кубышки, донные отложения – песок с небольшим количеством детрита, глубина 0,8–1,5 м, в месте отбора проб слабое течение.

Исследована в 1995–1996 гг.

Станция 2. Прудовый участок осадконакопительный, закрытой экспозиции (деревья на берегах в значительной степени затеняют водную поверхность), донные отложения ил, детрит, глубина 1,0–1,8 м, в месте отбора проб очень слабое течение. Исследована в 1995–1996 и 1999 гг.

Станция 3а. Прудовый участок осадконакопительный, открытой экспозиции, донные отложения ил, детрит, глубина 0,6–1,2 м, течение очень слабое. Исследована в 1995–1996 г.

Станция 4а. Русловой контрольный участок открытой экспозиции, эррозионный, расположен ниже всех станций р. Лоши. Практически не модифицирован бобрами, в весенний период находится в зоне влияния подпорных вод Рыбинского водохранилища, заросли кубышки, донные отложения песок с небольшим количеством детрита, глубина 0,7–1,3 м, течение. Исследован в 1995–1996 гг.

Река Заблудашка исследована в 1999 г. на трех станциях (бобровых прудах).

Станция 3. Расположена ниже всех участков реки, которые подвергались воздействию бобров (ниже всех плотин и бобровых прудов). Находится в зоне подпора и представляет собой участок реки длиной около 60 м, по правому берегу осоковый луг, по левому – лес, ширина 2,5–3,0 м, глубина 0,7 м у берега и 1,5 м в центральной части русла. До 50% площади занимают заросли кубышки, течение слабое.

Станция 4. Головная в каскаде прудов р. Заблудашки. Пруд площадью 2,9 га недавно образован, открытой экспозиции, сильно захламлен остатками деревьев, на его акватории много сухостоя, глубина колеблется от 1,0 до 1,5 м. Грунты – слабо трансформированные лесные почвы. Течение практически отсутствует.

Станция 5. Представляет собой участок русла реки, осадконакопительный, закрытой экспозиции ниже пруда (ст. 4.) длиной 50 м и шириной 3–10 м. Глубина 0,2–0,6 м – у берега и 0,7–1,5 м – в центральной части. Течение незначительное. До 50% площади занимает водная растительность (кубышка, ряска). По берегу – черноольшаник.

Обе реки Дарвинского заповедника гумифицированные, слабокислые, с напряженным кислородным режимом, протяженностью 10–12 км, расстояние между ними 30–35 км. Встречаются следующие основные виды рыб: вьюн, карась, щука, язь (Дгебуадзе и др., 2001; см. главу 7).

Отбор проб осуществляли трубчатым пробоотборником с диаметром трубки 7,5 см, охватывая донные биотопы пруда и предплотинного участка. Грунт промывали с помощью газа № 23, разборку проб осуществляли в живом виде, организмы фиксировали в 4%-ном формалине. Исследовали видовой состав, трофическую структуру и пищевые сети макробеспозвоночных во временном и пространственном аспектах. В качестве структурных и функциональных характеристик использовали: число видов S, численность N, экз./м^2, биомассу B, мг/м^2, оценку разнообразия – доминирования проводили по численности, а показатели трофической структуры – по средним значениям индекса значимости (И.З.), рассчитанного так: И.З. = $(N_i + B_i)/2$, где N_i – численность, а B_i – биомасса вида в пределах пробы. Доминантными считались виды с И.З. не менее 5%.

Исследованию трофической структуры предшествовала разбивка видов сообщества на трофические группы (Извекова, 1975), с изменениями и дополнениями. Согласно этой схеме, макробеспозвоночные разделяются на шесть групп: фильтраторы, фильтраторы-собиратели, собиратели, глотатели, всеядные (факультативные хищники) и облигатные хищники. В пищевых се-

тях выделялись качественный и количественный аспекты пищевых связей, для чего определялось число трофических звеньев, соединяющих нижние "этажи" трофической структуры (первичных консументов) с беспозвоночными хищниками, а также соотношение консументов различных порядков по индексу плотности. В основании пищевой цепи находятся детрит и ассоциированные с ним микроорганизмы (качественный аспект схемы).

ВИДОВОЙ СОСТАВ МАКРОЗООБЕНТОСА "БОБРОВЫХ РЕК"

Фауна донных макробеспозвоночных исследованных водотоков представлена обычными видами, широко распространенными в водоемах и водотоках севера и северо-запада России. Суммарный список макробеспозвоночных включает в себя 52 таксона (табл. 6.1), среди которых преобладают хирономиды (41,0%), олигохеты (11,5%), моллюски (9,8%) и личинки стрекоз (8,2%). В разных реках было отмечено от 27 до 40 видов и форм (см. табл. 6.1). Уровень фаунистического сходства между бобровыми реками (по формуле Жаккара) низкий – 0,40.

Постоянная ассоциация макробеспозвоночных р. Лоши (отмеченных за три сезона наблюдений) составила 10 видов (25%) из них: гетеротопов – 28 (71,8%), гомотопов – 11 (28,2%). В число ведущих форм входили хирономиды *Chironomus* f.l. *plumosus, Procladius* sp., *Tanytarsus gregarius,* вислокрылки *Sialis* sp., моллюски *Euglesa* sp., и олигохеты *Tubifex tubifex.* 12 видов отмечено в течение двух сезонов, из них доминировали только олигохеты *Potamothrix hammoniensis.* 17 видов было встречено за один сезон, доминировали личинки ручейников *Phryganea bipunctata.*

В сообществах р. Заблудашки – 31 вид, гетеротопов 19 (67,9%), гомотопов 9 (32,1%). Доминировали только два вида *Chironomus plumosus* и *Sphaerium* sp., показатель доминирования первого вида здесь намного выше (см. табл. 6.1). Если представить полученный материал по обилию видов в сообществах макробеспозвоночных в виде кривых "разнообразия – доминирования" (Одум, 1986), то оказывается, что сообщества прудов р. Лоши в 1995 г. отличаются низкими показателями доминирования. Анализ кривых этого года свидетельствует о сложном характере взаимодействия между популяциями разных видов, при котором разделение ниш происходит без конкурентного исключения (рис. 6.1, А). В 1996 г. на ст 2 и 2а отмечен рост доминирования, за счет массового развития хирономид *Tanytarsus gregarius* и на

Таблица 6.1

Виды макрозообентоса, включенные в трофическую структуру и пищевую сеть рек Лоши и Заблудашки*

Вид	Лоша	Заблудашка
Mollusca		
1. *Sphaerium nitidum* (Clessin in Westerlund)	++	+++
2. *Musculium ryckolti* Normand	–	+
3. *Pisidium inflatum* (Muhlfeld in Porro)	–	–
4. *Euglesa* sp.	+++	+
5. *Planorbis planorbis* (Linne)	–	+
Oligochaeta		
6. *Pristina bilobata* (Bretscher)	+	–
7. *Spirosperma ferox* (Eisen)	+	–
8. *Tubifex tubifex* (O.F. Müller)	+++	+
9. *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen)	+++	–
10. *Limnodrilus* sp.	++	+
11. *Lumbriculus variegatus* (O.F. Müller)	++	+
Hirudinea		
12. *Glossiphonia complanata* (L.)	++	+
13. *Erpobdella octoculata* (L.)	++	++
14. *Helobdella stagnalis* (L.)	+	+
Trichoptera		
15. *Phryganea bipunctata* Retzius	+	++
16. *Limnephilus* sp.	+	+
17. *Cyrnus flavidus* MacLachlan	+	+
Odonata		
18. *Coenagrion vernale* (Hagen)	+	–
19. *Ishnura elegans* (van der Linden.)	–	+
20. *Libellula depressa* Linne.	+	++
21. *Cordulia aenea* (L.)	++	–
22. *Leucorrhinia dubia* (van der Linden.)	–	++
Ephemeroptera		
23. *Leptophlebia marginata* Linne	–	+
24. *Cloeon dipterum* (Linne)	+	+
25. *Caenis horaria* (Linne)	+	–
Megaloptera		
26. *Sialis* sp.	+++	–
Diptera		
27. *Tipula* sp.	–	+
28. *Bezzia* sp.	+	–
29. *Chaoborus* sp.	+	+

Таблица 6.1 (окончание)

Вид	Лоша	Заблудашка
Chironomidae		
30. *Anatopynia plumipes* (Fries)	+	++
31. *Procladius* sp.	+++	++
32. *Ablabesmyia monilis* (L)	+	–
33. *Psectrotanypus varius* (Fabricius)	++	
34. *Tanypus vilipennis* K.	+	++
35. *Psectrocladius psilopterus* Kief.	+	–
36. *Cladotanytarsus mancus* K.	–	+
37. *Tany tarsus gregarius* (K)	+++	+
38. *Rheotanytarsus exiguus* Johan.	+	–
39. *Trissocladius* sp.	–	+
40. *Cryptochironomus defectus* (Kief.)	++	–
41. *Endochironomus impar* (Walker)	+	–
42. *Endochironomus albipennis* Meigen	++	+
43. *Limnochironomus nervosus* Staeger	+	–
44. *Pentapedilum exetum* Kief.	+	–
45. *Polypedilum breviantennatum* Tsher.	++	–
46. *Sergentia longiventris* Kief.	+	–
47. *Glyptotendipes gr. gripekoveni* K.	+	++
48. *Tendipedini gen macrophtalma*	+	–
49. *Chironomus plumosus* L.	+++	+++
Isopoda		
50. *Asellus aquaticus* L.	++	++
51. *Hydrocarina* sp. sp.	–	+
52. *Coleoptera* (imago)	++	+

*Символы обозначающие виды на диаграммах и в схемах пищевых сетей: + – вид встречается единично, ++ – вид обычен, +++ – вид доминирует.

ст. 4а. Гиперпространства ниш, ширина которых соответствует относительному обилию видов, в данном случае распределяются по иерархическому принципу, т.е. каждый вид захватывает свою долю ресурса. В данном случае термином “ресурс” обозначаются не только трофические ресурсы, но весь комплекс жизненно важных для популяции источников существования. Низкий уровень доминирования отмечается на ст. 1. (рис. 6.1, Б). В 1999 г. низкий уровень доминирования отмечен на ст. 1 (Лоша) и ст. 3, 5 (Заблудашка), сильное доминирование наблюдалось на ст. 2, 4 (рис. 6.2).

Наибольшие показатели численности и биомассы макробеспозвоночных в бобровых прудах рек Дарвинского заповедника наблюдались в местообитаниях открытой экспозиции (ст. 3а, 4)

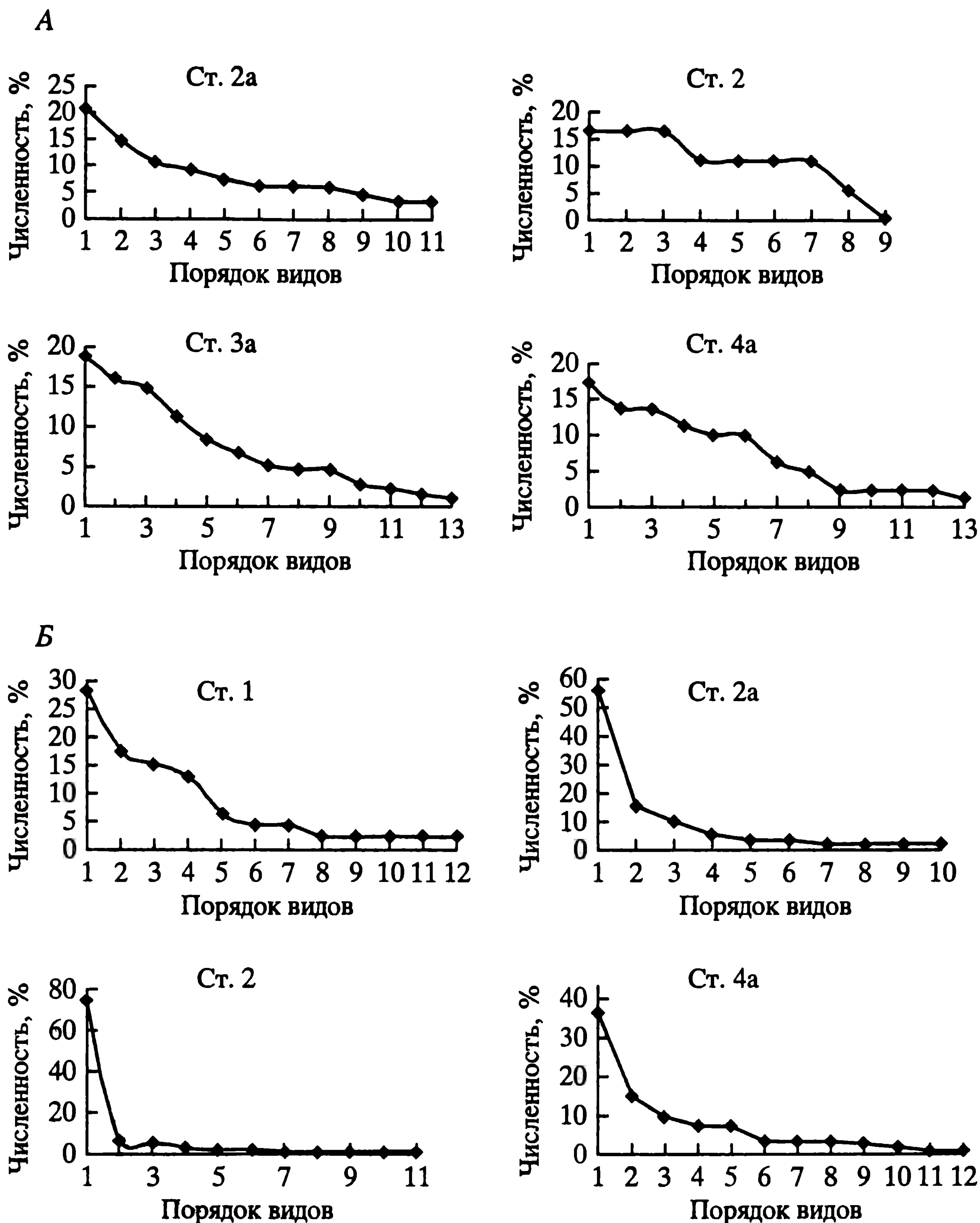


Рис. 6.1. Графики разнообразия – доминирования в бобровых прудах р. Лоши А – в 1995 г.; Б – в 1996 г.

(табл. 6.2). Различия по численности и биомассе в 1995 и 1996 гг. между эррозионными (ст. 2а, 4а) и осадконакопительными местообитаниями (ст. 2, 3а), а также по видовому богатству между открытыми и затененными прудами (ст. 2а, 4) р. Лоши не были явными (табл. 6.2). Достоверные различия по численности и биомассе в 1999 г. отмечены между ст. 4 и остальными станциями (табл. 6.3, 6.4). Сезонное развитие сообществ макробеспозвоноч-

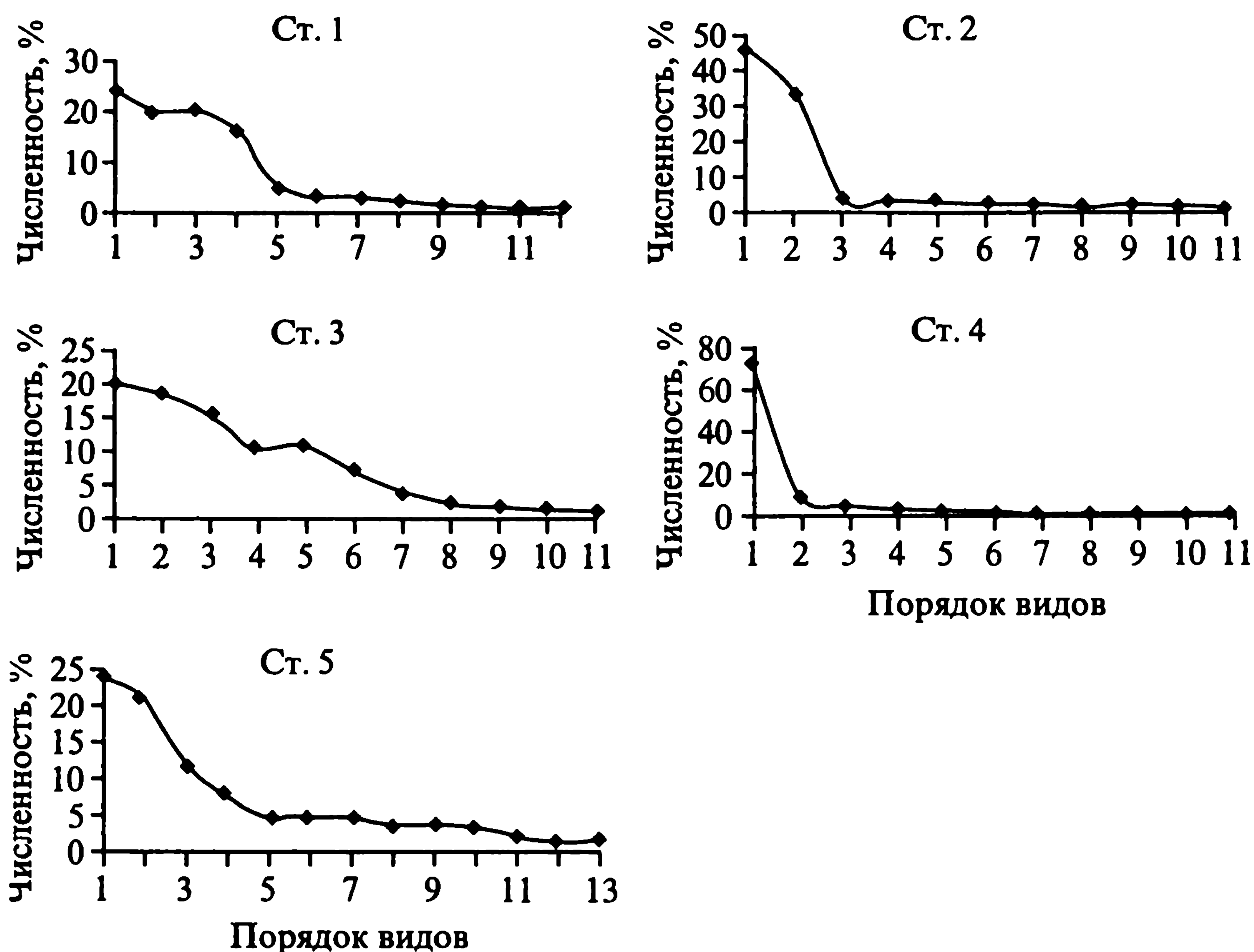


Рис. 6.2. Графики разнообразия – доминирования в прудах рек Лоши и Заблудашки в 1999 г.

ных в реках имело свои особенности. Так, в прудах р. Лоши в июле наблюдалось падение численности и биомассы, связанное с вылетом хирономид, а в р. Заблудашке вылет был до отбора проб (рис. 6.4). Максимальные показатели численности и биомассы в ходе летнего развития сообществ обеих рек отмечены в сентябре (рис. 6.4).

Трофическая структура. В исследованных реках доминировали 2–3 трофические группы, в основном представляющие животных-детритофагов. В Лоше это потребители тонкого детрита – фильтраторы (моллюски *Euglesa* sp.), фильтраторы-собиратели (*Chironomus* f.l. *plumosus*) и безвыборочные глотатели (олигохеты *Tubifex tubifex, Lumbriculus variegatus*) (табл. 6.5). В Заблудашке, кроме фильтраторов-собирателей (*Chironomus* f.l. *plumosus*), доминировали макробеспозвоночные, совмещающие собирание и хищничество, а также хищники – активные хвататели (табл. 6.5).

В отдельных прудах исследованных рек трофическая структура макробеспозвоночных имела свои особенности (табл. 6.6). На ст. 1 наибольшее значение имели детритофаги-глотатели и фильтраторы-собиратели, тогда как на ст. 2 наи-

Таблица 6.2

Структурные и функциональные показатели макрозообентоса бобровых прудов рек Лоши и Заблудашки

№ станции	Год		Число видов	Численность, экз./м^2	Биомасса, мг/м^2
1	1996	20	12	460±98	2110 ±469
1	1999	30	15	540 ±117	2533 ±619
2а	1995	15	14	447 ±165	1677± 449
2а	1996	19	10	621 ±157	1210 ±350
2	1995	8	9	475 ±151	1342 ±268
2	1996	17	15	1411±435	3700±1282
2	1999	30	15	840±164	3113 ±603
3а	1995	13	15	2692±803	9522±2929
4а	1995	5	14	1600 ±492	2804±862
4а	1996	18	19	1039 ±202	2450±775
3	1999	30	17	420 ±113	3963±1667
4	1999	30	15	3313 ±983	26760 ±7138
5	1999	30	18	580 ±113	4117±1654

Таблица 6.3

Достоверность различий между прудами в 1999 г. по численности (критерий Вилкоксона)

Пруды	*n*	*T*	*Z*	*p*
1–2	30	109,50	1,43	< 0,15
1–3	30	125,00	0,71	< 0,47
1–4	30	73,50	2,77	≤ 0,01
1–5	30	145,00	0,14	< 0,89
2–3	30	64,00	2,25	≤ 0,05
2–4	30	86,00	2,27	≤ 0,05
2–5	30	104,00	1,31	< 0,19
3–4	30	0,00	3,92	≤ 0,0001
3–5	30	51,50	0,85	< 0,39
4–5	30	27,00	3,23	≤ 0,01

более существенную роль играли фильтраторы и детритофаги-глотатели. На ст. 3 доминировали всеядные (факультативные хищники), представленные личинками хирономид *Tanypus punctipennis*, *Anatopynia plumipes*, *Procladius* sp. и личинками ручейника *Phryganea bipunctata*, а также фильтраторы-собиратели: хирономиды *Chironomus* f.l. *plumosus* и *Glyptotendipes*

Таблица 6.4

Достоверность различий между прудами в 1999 г. по биомассе (критерий Вилкоксона)

Пруды	*n*	*T*	*Z*	*p*
1–2	30	118,00	1,20	<0,23
1–3	30	157,50	0,76	< 0,45
1–4	30	72,20	3,29	≤ 0,01
1–5	30	162,00	0,65	< 0,52
2–3	30	133,00	1,08	< 0,28
2–4	30	69,50	3,20	≤ 0,01
2–5	30	161,50	0,66	< 0,51
3–4	30	37,00	3,37	≤ 0,001
3–5	30	121,00	0,18	< 0,86
4–5	30	26,00	3,68	≤ 0,001

Таблица 6.5

Трофическая структура макробеспозвоночных (% индекса значимости) в отдельных реках

Трофическая группа	Река		Трофическая группа	Река	
	Лоша	Заблудашка		Лоша	Заблудашка
I	30,0	5,5	IV	39,9	5,4
II	14,2	39,6	V	8,8	30,7
III	1,9	3,6	VI	5,2	15,2

gripekoveni. Наименьшее значение здесь имеют фильтраторы и облигатные хищники. Своеобразие ст. 4 в абсолютном доминировании *Chironomus* f.l. *plumosus*, а на ст. 5 выделялись фильтраторы-собиратели (*Chironomus* f.l. *plumosus*), *детритофаги-глотатели* (*Tubifex tubifex*), всеядные (*Tanypus punctipennis*) и особенно хищники – активные хвататели: пиявки *Erpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata* и личинки ручейника *Cyrnus flavidus*.

Во временном аспекте наиболее изменчива трофическая структура на ст. 2, здесь относительно стабильными оставались только всеядные (факультативные хищники). Наиболее стабильными трофические группировки были на ст. 4а в русловом участке не модифицированном бобрами и на ст. 1 в старом пруду, за исключением глотателей (олигохет) и фильтраторов-собирателей (хирономид).

Пищевые сети. В исследованных водотоках преобладают детритные пищевые цепи. Это подтверждает общее заключение,

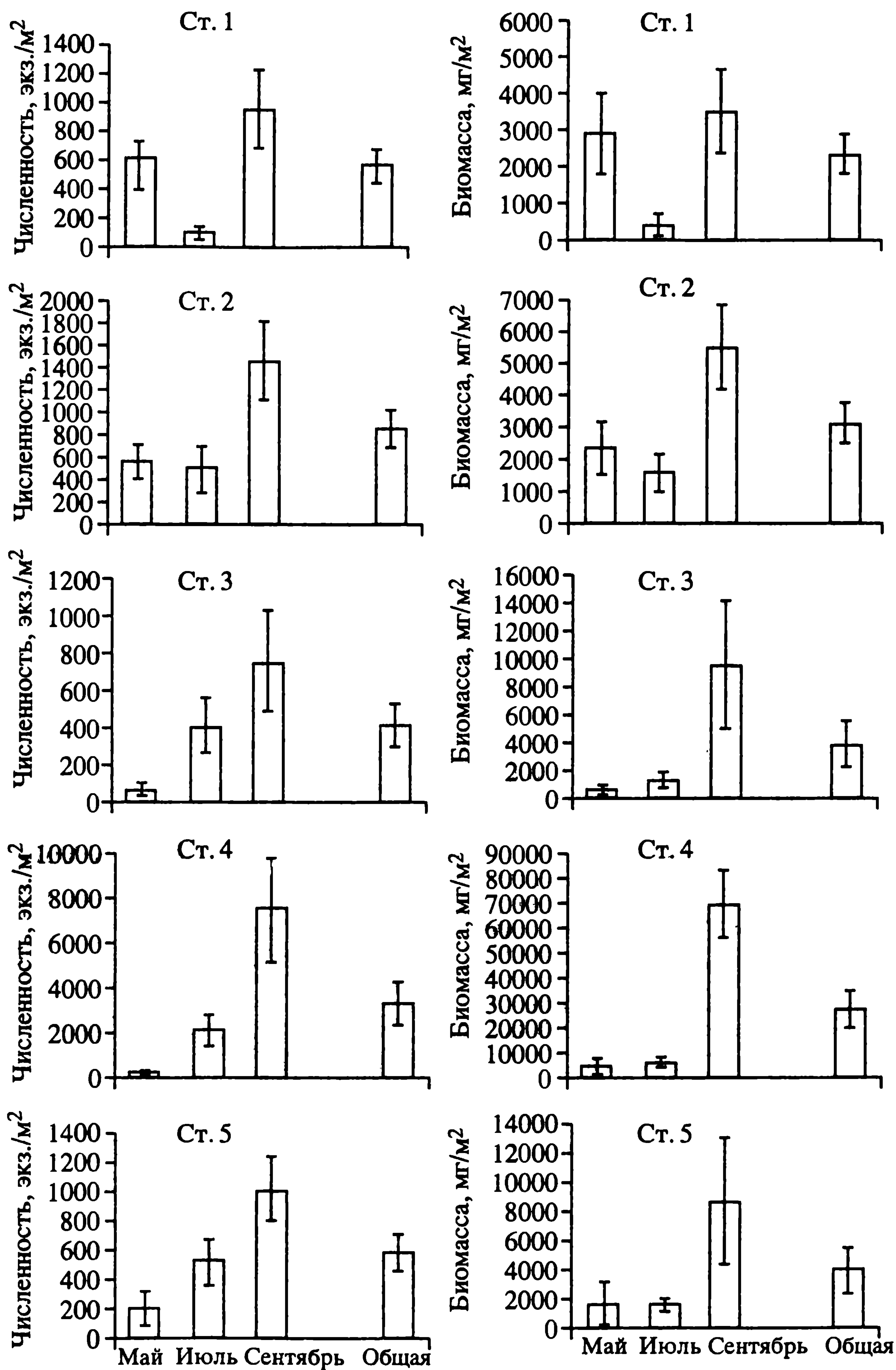


Рис. 6.3. Численность и биомасса макробеспозвоночных бобровых прудов Дарвинского заповедника в ходе сезонного развития в 1999 г.

Вертикальные линии – стандартная ошибка среднего

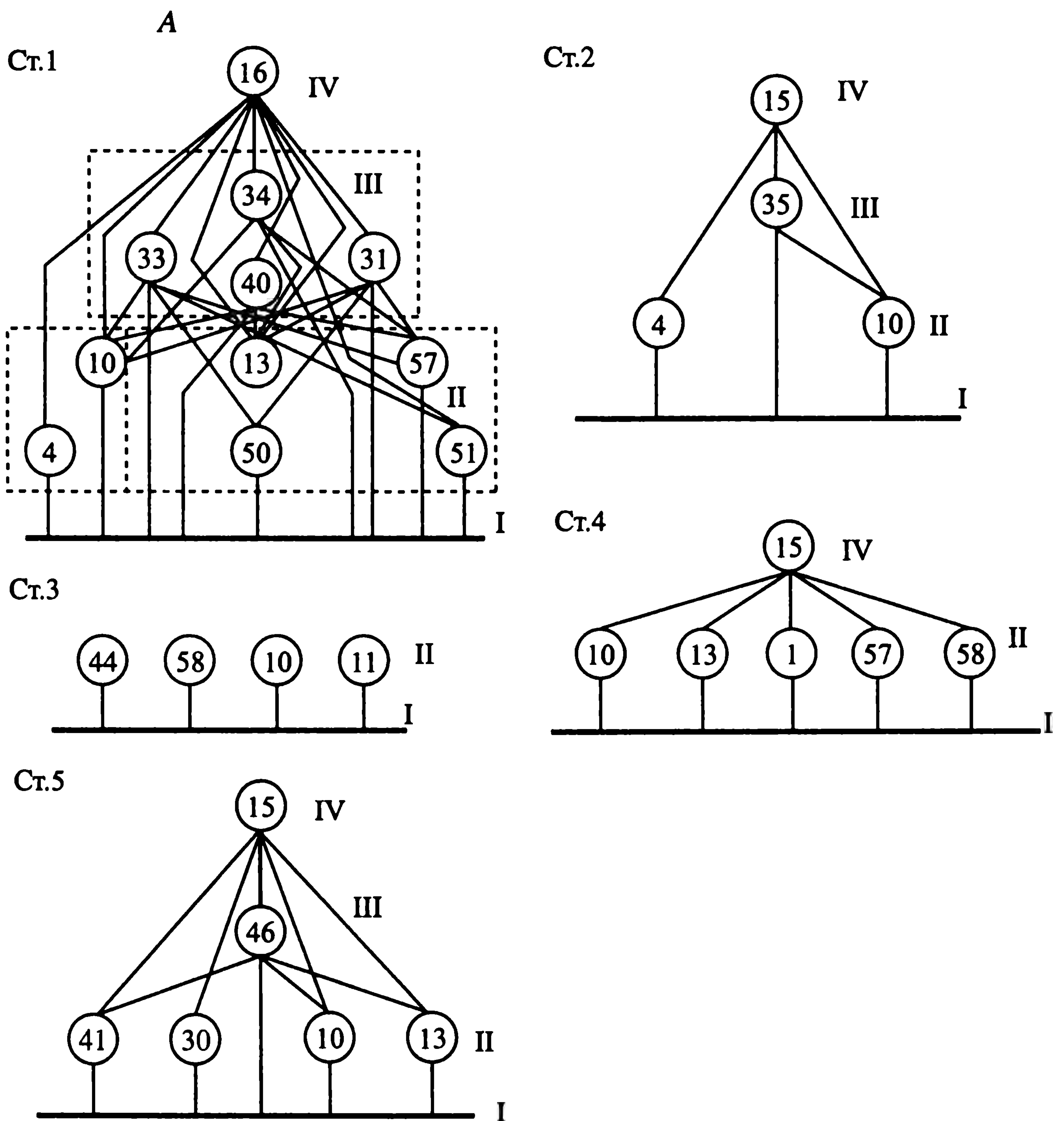


Рис. 6.4. Структура пищевых сетей на станциях бобровых прудов в 1999 г.
Римскими цифрами указаны консументы разных порядков. Номера видов на схемах соответствуют нумерации в табл. 6.1. А – в мае, Б – в июле, В – в сентябре

что лесистые водные экосистемы гетеротрофны и зависят от импорта энергии, больше от автотрофной органики (Hodkinson, 1975). Пищевые сети исследованных водотоков включают четыре трофических уровня: детрит и ассоциированные с ним микроорганизмы, консументы первого порядка (базальные виды), консументы второго порядка (промежуточные виды) и консументы третьего порядка (верховные беспозвоночные хищники).

Консументы первого порядка, или базальные виды, объединяют видовые популяции четырех трофических групп: фильтраторов, фильтраторов-собирателей, собирателей и глотателей. Это наиболее стабильный параметр пищевых сетей отдельных

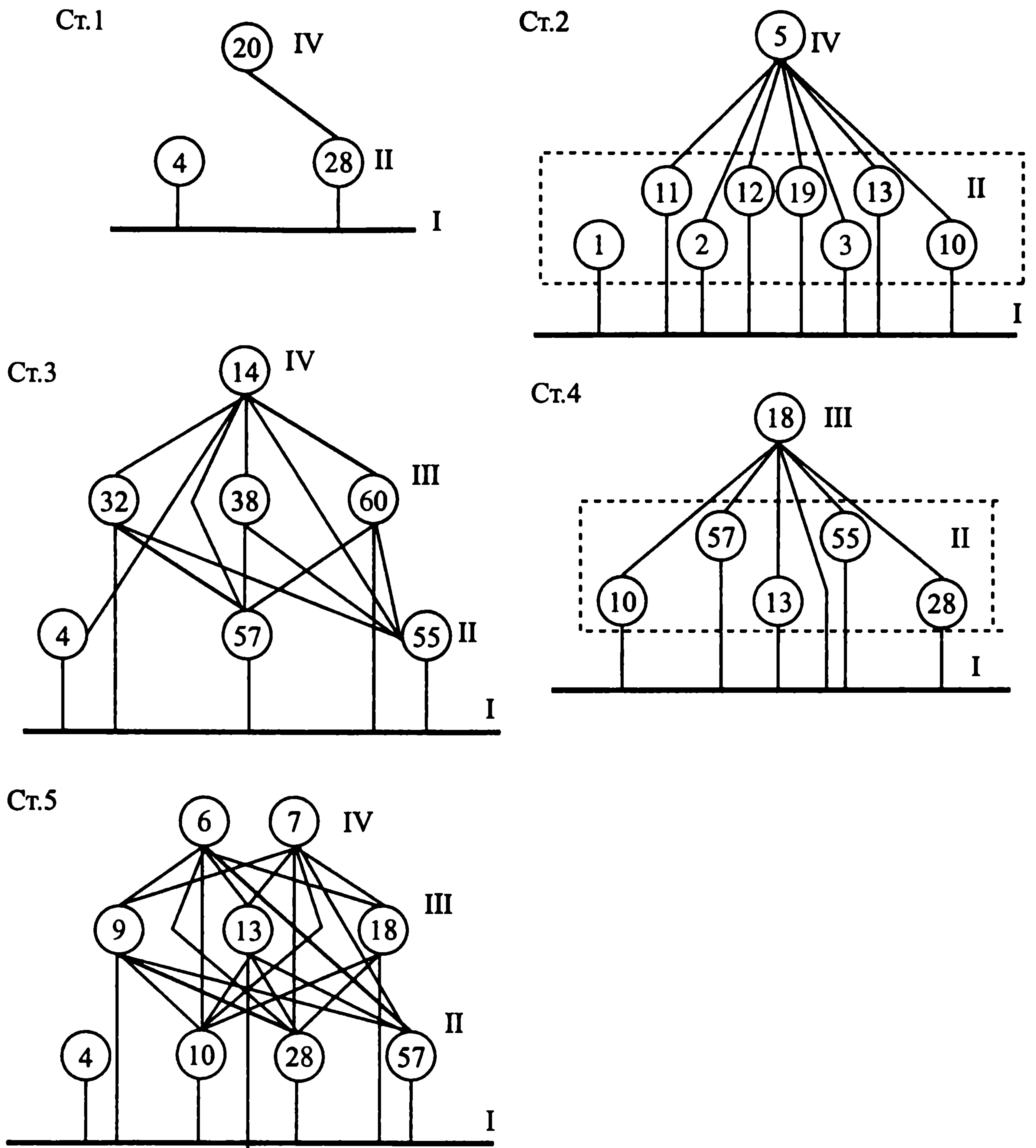


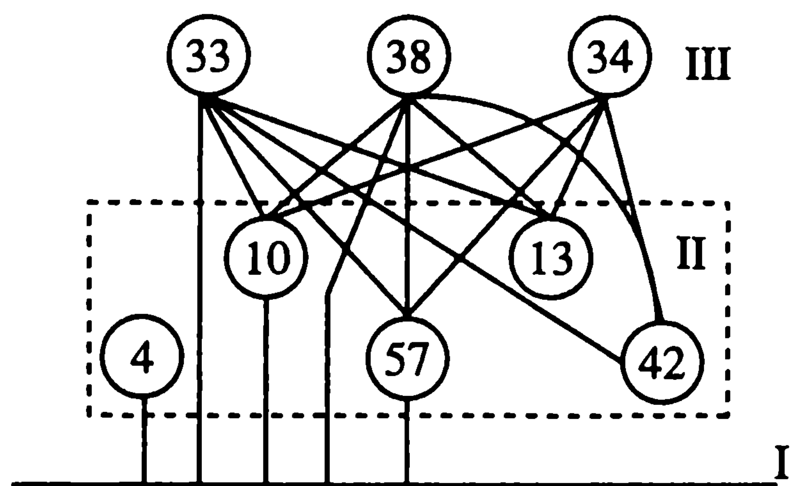
Рис. 6.4 (продолжение)

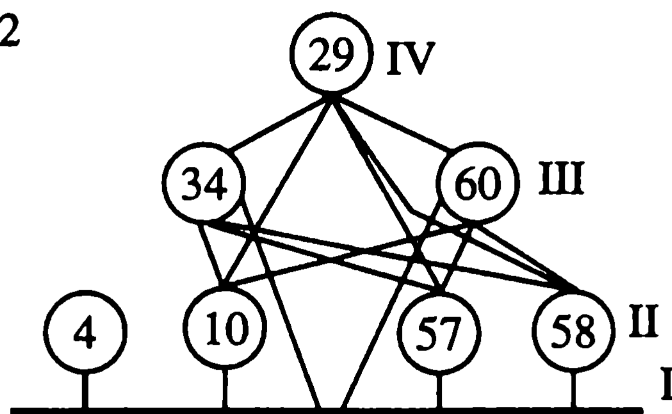
водотоков и прудов (см. рис. 6.4А–В). Стабильность обеспечивается прежде всего комплементарностью видов, разными способами потребляющих сходный ресурс (детрит), и относительно большой долей гомотопных видов. Консументы второго порядка, или промежуточные виды (исключительно гетеротопные виды), отличаются крайней нестабильностью в структуре макробеспозвоночных исследованных прудов (см. рис. 6.4, А–В). Слабо представлены и беспозвоночные-хищники.

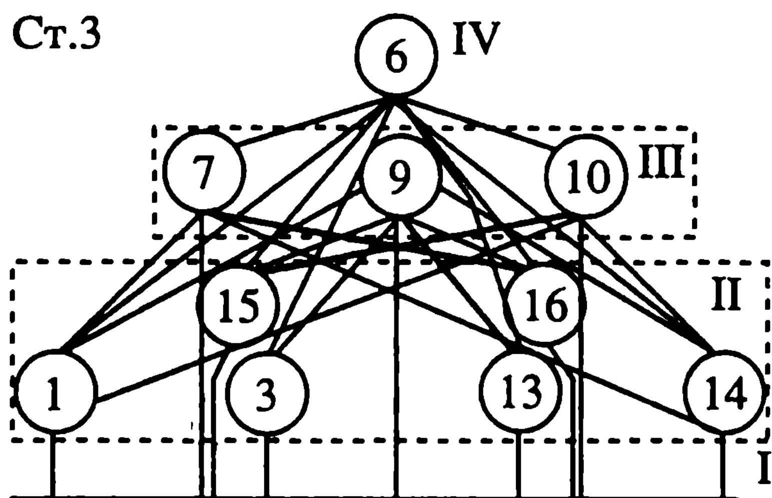
Однако пищевая сеть – не статическое образование и подобно многим экологическим системам может изучаться на многих

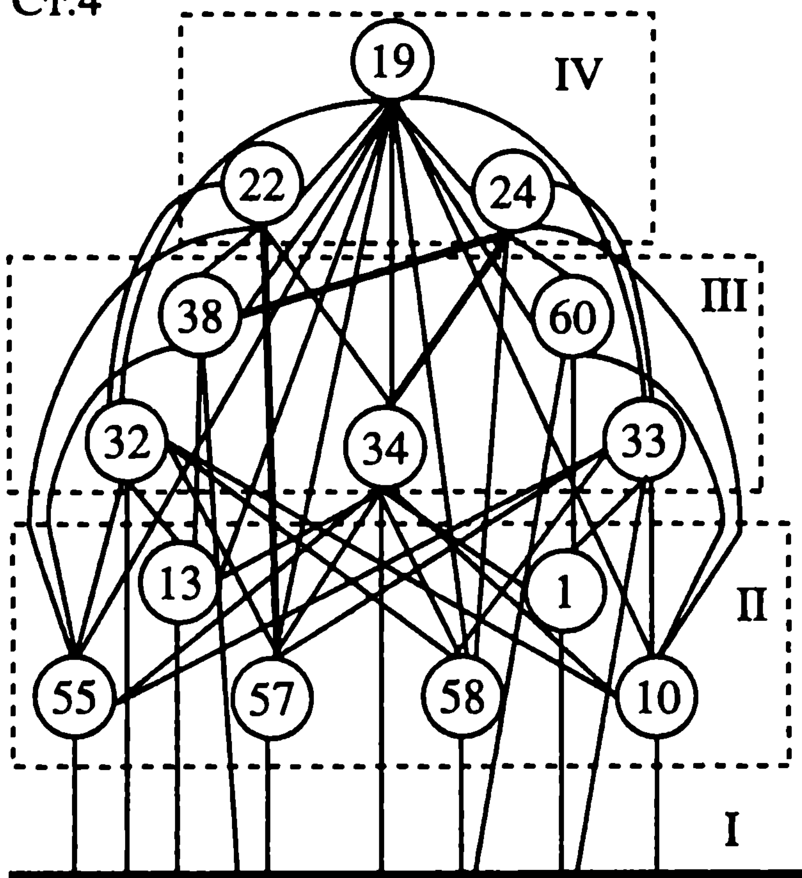
В

Ст.1









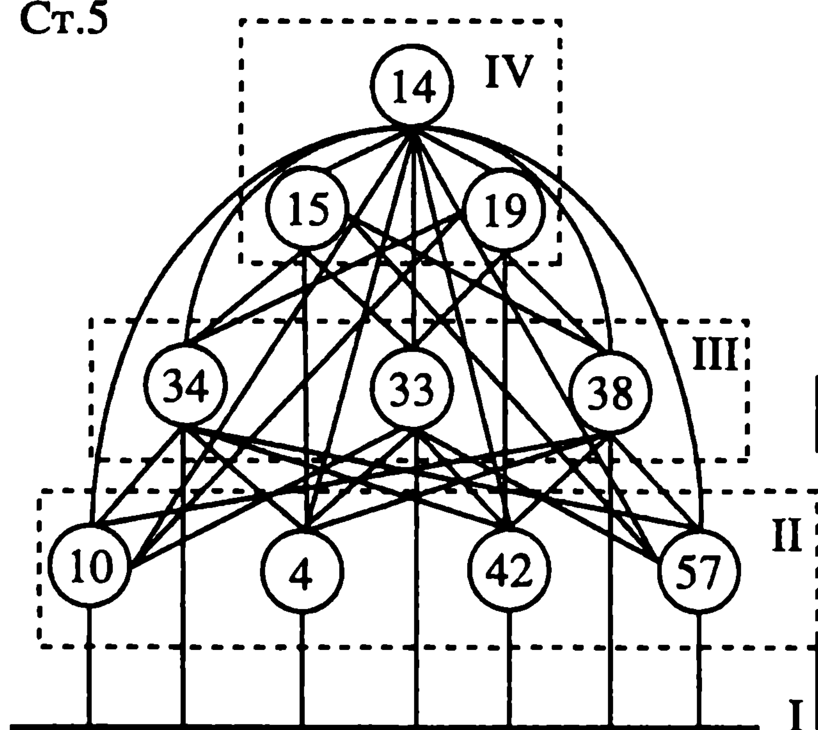


Рис. 6.4 (окончание)

пространственных и временных шкалах. Нами были рассмотрены временные вариации пищевых сетей в бобровых прудах рек Дарвинского заповедника. Наиболее упрощенная структура пищевых сетей наблюдалась в мае (см. рис. 6.4, А). Это выражалось в присутствии на ст. 3 только консументов первого порядка, или в отсутствии консументов второго порядка на ст. 4. Для этого периода характерна также слабая насыщенность видами верхних пищевых уровней, в частности беспозвоночными-хищниками. В июле наблюдается некоторое усложнение структуры пищевых сетей на всех станциях, за исключением ст. 1 (см. рис. 6.4, Б). На-

Таблица 6.6

Показатели трофической структуры по отдельным прудам рек Лоши и Заблудашки в 1999 г.

№ пруда	Трофическая группа (% индекса плотности)					
	I	II	III	IV	V	VI
1	16,1	22,0	1,6	42,8	13,2	4,3
2	45,0	6,7	2,2	35,3	5,2	5,4
3	2,2	31,0	3,9	4,1	56,4	2,3
4	9,3	74,3	1,5	2,6	4,6	7,7
5	5,0	11,1	4,7	10,0	33,1	36,1

ибольшего развития пищевые сети достигли в сентябре. В этот период они не только полночленны, но и наиболее полно насыщены видами все трофические уровни, включая верховных беспозвоночных хищников (см. рис. 6.4, В).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Влияние окружающего ландшафта на речные сообщества было осознано еще после основополагающей работы Росса "Речные сообщества и сухопутные биомы" (Ross, 1963). В дальнейшем эти представления были развиты Хинесом в работе "Река и ее долина" (Hynes, 1975). В чем же особенность сообществ макробеспозвоночных в водотоках, измененных бобром? Эту деятельность можно характеризовать как нарушение. Однако, если в традиционном определении нарушения фигурируют редкость и нерегулярность события (Resh et al., 1988), то модифицирующая деятельность бобра – это специфическое нарушение, резко проявляющееся на первых этапах (колонизация бобрами новых местообитаний) и запускающее процесс медленных перестроек в дальнейшем. Замена в структуре сообщества лотических таксонов лентическими формами на первом этапе – это объективный, однонаправленный процесс. Затем происходят постепенные, разнонаправленные изменения прибрежной полосы растительности, связанные с прямым выеданием и косвенным подтоплением, трансформацией растительного покрова. Сведение прибрежного древостоя и образование подтопленных заболоченных участков с водными и полуводными макрофитами неизбежно приводят к изменениям в структуре сообщества. Уменьшается доля животных, потребляющих грубый детрит, и возрастает видовое богатство фильтраторов-собирателей. Основные изменения сообщества

макробеспозвоночных на этом этапе проявляются на уровне базальных видов (консументы первого порядка). Этот уровень включает несколько трофических групп, которые разными способами потребляют сходный пищевой ресурс – детрит. Замена одних таксонов этого уровня на другие не сказывается на общем потреблении пищевого ресурса, так как эти виды не лимитированы количеством пищи, детритная база велика и пополняется из года в год. Мало зависимы от пищевого ресурса и виды, образующие промежуточный уровень. Недостаток животной пищи они компенсируют также за счет детрита. Вариабельность их представителей в составе пищевых сетей заключается в совпадении сроков вылета некоторых видов на фоне низкого видового разнообразия. Характерны и наглядны изменения верхнего уровня, облигатных хищников, которые зависят как от обилия и доступности жертв, так и от хищничества рыб. Пищевая сеть отражает некоторые очевидные границы обитания, в данном случае пруда, но пространственная организация внутри пруда (заросли водной растительности, открытая часть, плотина и предплотинный участок) могут иметь важное влияние на формирование видовых взаимодействий.

Бобровые пруды на реках Дарвинского заповедника находятся на этапе медленных перестроек, циклических изменений, не затрагивающих лентическую основу сообщества. Однако существуют вариации, связанные со временем образования пруда. Строительство плотин вызывает повышенную аккумуляцию тонкого органического вещества (Naiman et al., 1986), что приводит к росту доли фильтраторов-собирателей, собирателей и глотателей. Особенно велика роль фильтраторов-собирателей в прудах открытой экспозиции и недавно созданных. Доля разгрызающих детритофагов, потребителей грубой органики, снижается, так как детрит многих прудов, особенно старых по возрасту, формируется из водных и полуводных растений. Регуляция реки дамбами дает яркий пример нарушения положений, постулированных КРК. Для оценки влияния нарушений в продольных структурах, запруженных дамбами, более применима серийная дисконтинуальная концепция (Stanford, Ward, 1983). Таким образом, модифицированные лотические экосистемы представляют собой высокий уровень пространственно-временной гетерогенности, что представляет трудности в оценке роли стохастизма и детерминизма в процессах организации сообществ.

Глава 7

ИЗМЕНЕНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛЫХ РЕК ПОД ВЛИЯНИЕМ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ

Полученные на водоемах европейской части России результаты подтвердили важность исследований последствий деятельности бобров на гидробионтов как в теоретическом, так и в прикладном аспектах. В первом случае наблюдения за отдельными поселениями, различающимися по своему возрасту, предоставляют собой удобную возможность для анализа сукцессии водных экосистем и соответствующих изменений в составе и численности ассоциаций рыб и других гидробионтов, помогают понять механизмы продукционных процессов в водных экосистемах; в прикладном плане данный подход позволяет организовать охрану редких и ценных организмов, предсказать последствия, которые несет широкая реинтродукция бобра на территорию Евразии.

Несмотря на стремительное и масштабное распространение речного бобра по территории бывшего СССР, вопросы воздействия этого ключевого вида на рыб до недавнего времени практически не изучались. Настоящие исследования, видимо, являются первыми наблюдениями за популяциями бобровых рек средней полосы России.

Более 90 бобровых семей, обитающих на территории Дарвинского государственного заповедника, приурочены главным образом к малым рекам, впадающим в Рыбинское водохранилище.

Специфика малых рек определяет состав, распределение и численность рыб по разным местообитаниям. Особенность рыбного населения малых рек Дарвинского заповедника объясняется существенным влиянием на него Рыбинского водохранилища и его обитателей.

Для исследований сезонных распределений рыб были выбраны две малые реки заповедника: Лоша и Заблудашка.

Целью работы было проследить, как изменяются разнообразие, численность и биомасса рыб малых рек в разные сезоны года в связи с существенными преобразованиями их местообитаний бобрами.

МЕСТА ВЗЯТИЯ ПРОБ, МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ИХТИОЛОГИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА

Исследования проводились в июне-июле 1996, 1997 и 1998 гг. и в мае, июле и сентябре 1999 г. на территории Дарвинского государственного заповедника и его охранной зоны (рис. 7.1). Основная часть проб была взята на северных притоках Рыбинского водохранилища – реках Заблудашке и Лоше. Выбор станций, на которых проводились наблюдения, определялся главным образом временем воздействия на конкретный участок реки средообразующей деятельности бобров.

В ходе предварительных исследований было сделано описание местообитаний ассоциаций рыб, в разной степени подверженных влиянию деятельности бобров. Было выбрано 6 точек (станций) для взятия ихтиологических проб.

Река Заблудашка имеет длину 5,5 км. Истоком реки является верховое болото. Падение высоты вдоль русла реки незначительное – 0,4 м на километр реки. Ширина поймы 20–50 м, ширина русла 2–12 м, глубина 0,7–2,0 м. Бобры обитают на реке с 1985 г. Характерно наличие довольно больших прудов – до 3,5 га.

Станция 1 представляет собой довольно большой пруд (2,9 га,), самый верхний в обследованном участке реки, сильно захламленный остатками деревьев, на его акватории много сухостоя, глубина колеблется от 1,0 до 1,5 м (рис. 7.2). Бобры в пруду станции 1 постоянно живут с 1987 г. и, что особенно важно, были весьма активны во все годы наблюдений. Течение практически отсутствует. В период наблюдений температура воды у поверхности пруда в летний период была около 24 °С.

Станция 2 представляет собой участок русла реки ниже пруда (станции 1) длиной 50 м и шириной 3–10 м. Глубина 0,2–0,6 м – у берега и 0,7–1,5 м – в центральной части. Скорость течения 0,04 м/с. До 50% площади занимает водная растительность (кувшинки, ряска). По берегу – черноольшаник. Температура воды у поверхности летом обычно немного превышала 20 °С.

Станция 3 располагалась ниже всех участков реки, которые подвергались воздействию бобров (ниже всех плотин и "бобровых прудов"). Она представляет собой участок реки длиной около 60 м, по правому берегу – луг, по левому – лес, ширина 2,0–3,0 м, глубина – 0,7 м у берега и 1,5 м в центральной части русла. До 50% площади занимает водная растительность (кувшинки). Пробы на станции 3 брали только в 1998 и 1999 гг., использовались сетные орудия лова и ловушки. В сентябре 1999 г. (маловодный год) станцию 3 пришлось сместить примерно на 1 км ниже по течению, так как



Рис. 7.1. Карта-схема ихтиологических станций на малых реках Дарвинского заповедника

из-за сильного падения уровня воды в р. Заблудашке бобрами было построено еще несколько плотин ниже первоначального местоположения станции 3 в мае и июле.

Река Лоша несколько меньше, чем Заблудашка, ее длина 5,3 км, ширина поймы – 40–300 м. Вытекает также из верхового болота. Падение высоты вдоль русла реки составляет 1,0 м на километр реки. Ширина русла 2–12 м, глубина 0,6–2,0 м. Бобры обитают на реке с 1981 г. Пробы по составу рыбного населения р. Лоши также брали на станциях, представляющих собой бобровые пруды, различающиеся расположением и временем образования (рис. 7.3).

Станция 1 расположена выше по течению и представляет собой довольно большой (площадь 5,0 га), старый пруд шириной от

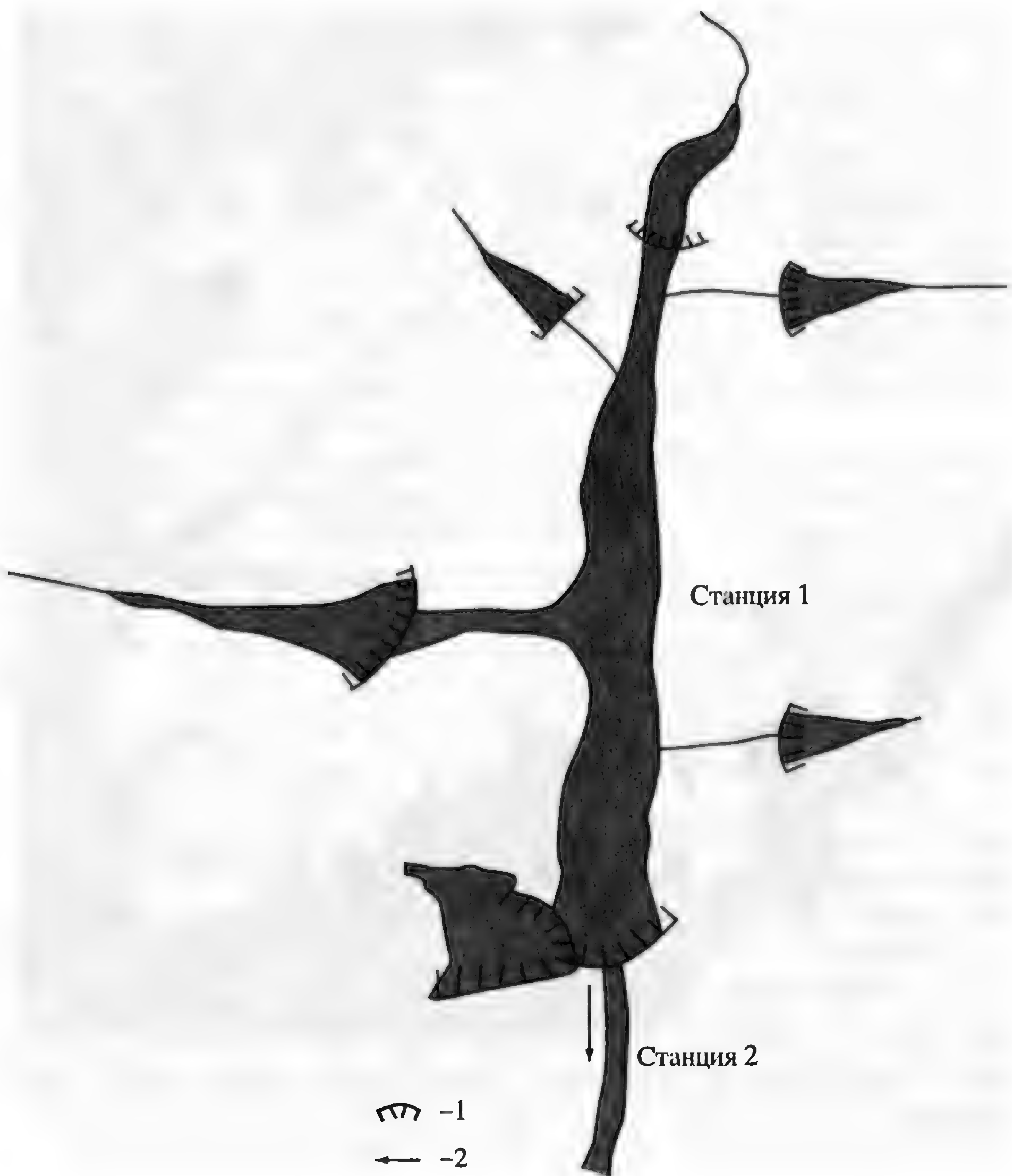


Рис. 7.2. Схема бобровых прудов в верховьях р. Заблудашки
1 – бобровые плотины; 2 – направление течения

6 до 60 м и глубиной от 0,6 до 2,0 м. Бобры строили плотины и жили в пруду с 1982 по 1987 г. В настоящее время большая часть акватории пруда уже освободилась от сухостойных деревьев, появившихся в результате залития участка леса, и от значительного количества древесины, скопившейся на дне пруда в результате деятельности бобров. Температура воды у поверхности колебалась по данным 1996 г. от 9,1 °С в конце сентября до 22,1 °С в августе. Течение в пруду практически отсутствует. По берегам – еловый лес и черноольшаник.

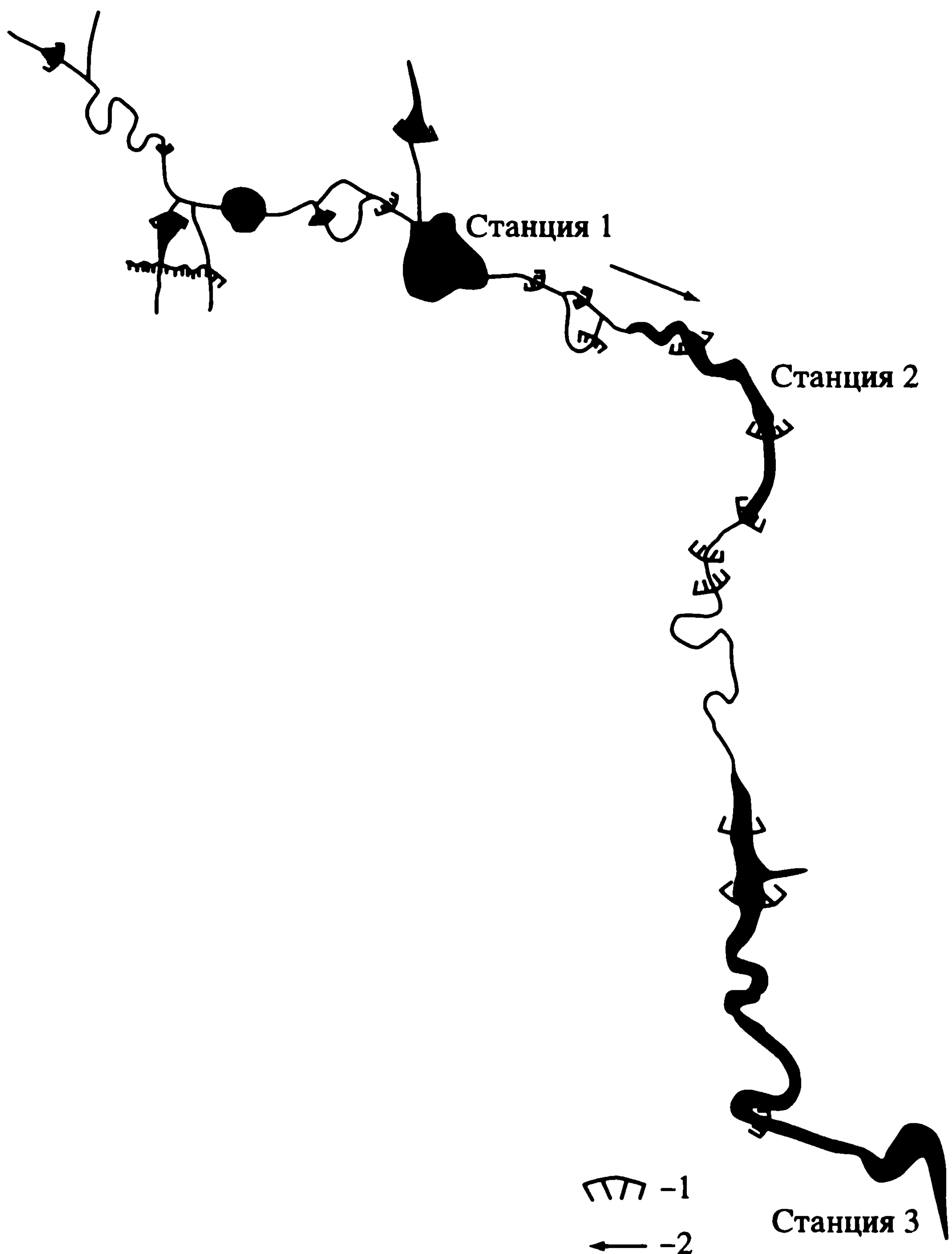


Рис. 7.3. Схема бобровых прудов на р. Лоше
Условные обозначения те же, что и на рис. 7.2

Станция 2 расположена ниже по течению р. Лоши и представляет собой пруд гораздо меньших размеров. Длина обследованного участка около 100 м, ширина реки 5–12 м, глубина 0,6–1,5 м. Температура воды у поверхности в летний период колебалась по данным 1996 г. от 6,5 °С в конце сентября до 18,8 °С в июне.

Станция 3 располагалась ниже всех участков реки, которые подвергались воздействию бобров (ниже всех плотин и "бобровых прудов"). Она представляет собой участок реки длиной около 100 м, по обоим берегам – мелколесье и луг, ширина 1,5–2,0 м и 10–15 м – в заводях, глубина – 0,7 м у берега и 2,0 м в центральной части русла. До 30% площади занимает водная растительность (кувшинки, ряска).

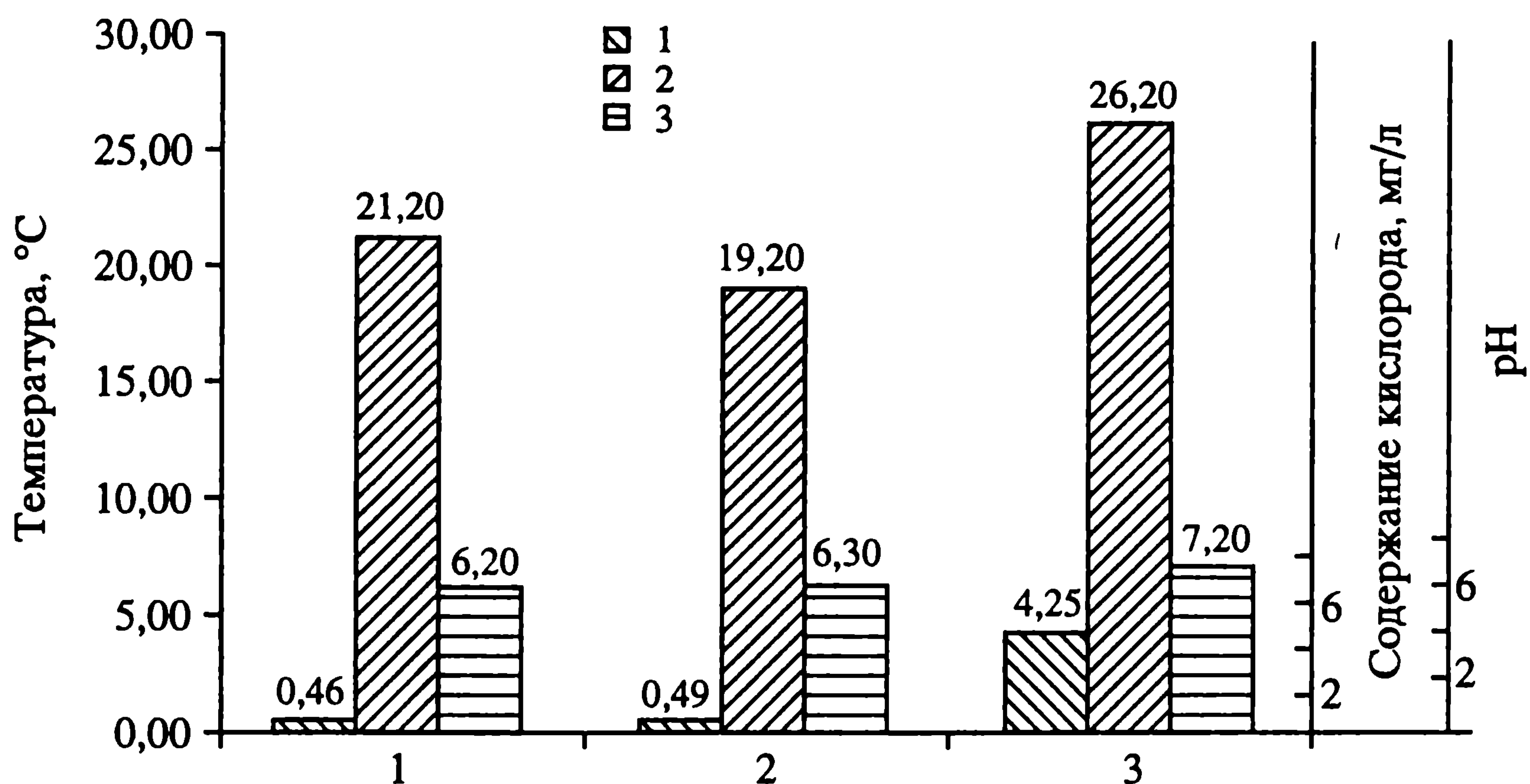


Рис. 7.4. Содержание растворенного кислорода (в мг/л) (1), температура (2) и pH (3) воды на трех станциях р. Лоши в июле 2002 г.

Пробы на станции 3 брали в 1997 и 1999 гг. (за исключением майской). В сентябре 1999 г. станцию 3 пришлось сместить примерно на 2 км ниже по течению, так как из-за сильного падения уровня воды в р. Лоше бобрами было построено еще несколько плотин ниже первоначального местоположения станции 3 в июле.

Содержание растворенного кислорода на станциях 1 и 2 р. Лоши в летний период не превышало 0,5 мг/л, тогда как на станции 3 обычно было больше 4,0 мг/л (рис. 7.4).

Лов рыбы производили стандартными наборами жаберных сетей с ячеей от 8 до 55 мм. Рыболовное усилие (длина, высота и ячея сетей, время лова) на разных станциях оставалось примерно одинаковым и рассчитывалось на одни сутки экспозиции орудий лова. В 1998 и 1999 гг. кроме сетей применялись металлические мальковые ловушки (типа вершей) с диаметром входного отверстия 15 мм. Всех пойманных рыб определяли, подсчитывали и взвешивали.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В результате исследований в “бобровых реках” Дарвинского заповедника было обнаружено 12 видов рыб (см. табл. 7.1). Различия в составе рыбного населения в рассмотренных реках были невелики. Следует отметить, что станции в нижних участках рек в значительной степени подвержены влиянию Рыбинского водохранилища. В пробах мая 1999 г. это относится к станции 3 р. Заблудашки. Все виды рыб, обнаруженные в “бобровых реках”, от-

Таблица 7.1

Состав рыбного населения в "бобровых реках" Дарвинского заповедника

Вид	Река	
	Лоша	Заблудашка
Плотва *Rutilus rutilus*	+	–
Язь *Leuciscus idus*	+	+
Золотой карась *Carassius carassius*	+	+
Лещ *Abramis brama*	+	–
Синец *Abramis ballerus*	+	+
Густера *Blicca bjorcna*	+	–
Елец *Leuciscus leuciscus*	–	+
Чехонь *Pelecus cultratus*	+	–
Вьюн *Misgurnus fossilis*	+	+
Щука *Esox lucius*	+	+
Окунь *Perca fluviatilis*	+	+
Ерш *Gymnocephalus cernuus*	+	–

мечались в Дарвинском заповеднике ранее, хотя один вид – елец (*Leuciscus leuciscus*) в последнее время считался исчезнувшим с территории заповедника и в последний раз наблюдался здесь в 1952 г. (Зеленецкий, 1988).

Анализ распределения рыб по отдельным станциям показал, что разнообразие ассоциаций рыб тесно связано с этапом сукцессии, на котором находится биотоп, подверженный влиянию средообразующей деятельности бобров. Кроме того, характерным является как бы суммирование эффектов от этой деятельности от верхних участков к нижним.

На наш взгляд, в наибольшей степени данные тенденции подтверждают материалы из р. Лоши. Пробы на станции 1, которая является примером "старого бобрового пруда", демонстрируют самый высокий уровень разнообразия, численности и биомассы рыб по сравнению с другими участками реки (см. рис. 7.5). Пруд на станции 1 прошел все стадии, от затопленного бобрами участка леса до водоема озерного типа. По всей видимости, остатки древесины сильно разложились и уже не оказывают отрицательного для рыб воздействия на химический состав воды и их кормовую базу. Пруд станции 2 более молодой и воздействие бобров здесь сильнее. Биомасса выловленных рыб и их численность здесь были гораздо ниже (см. рис. 7.5, Б, 7.5, В), состав рыбного населения был не столь разнообразным, как на станции 1. Характерно и то, что в "моло-

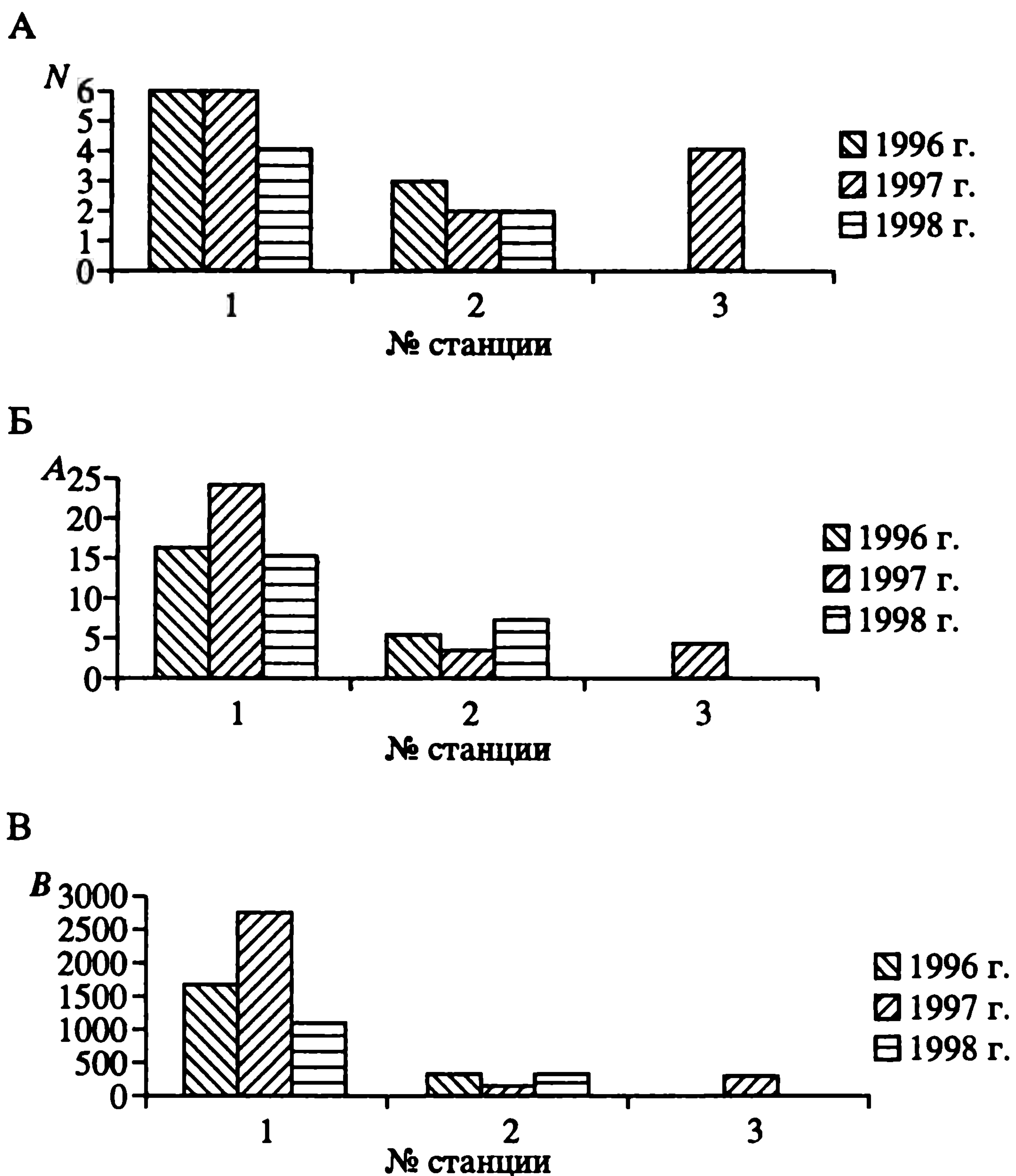


Рис. 7.5. Динамика рыбного населения на трех станциях р. Лоши в разные годы
А – число видов (*N*); Б – численность (на единицу рыболовного усилия в сутки (*A*)); В – биомасса (г на единицу рыболовного усилия в сутки (*B*))

дом" пруду встречались главным образом такие малочувствительные к недостатку кислорода и химическим загрязнениям виды, как вьюн и окунь.

На станции 3, которая представляет собой участок р. Лоши ниже всех бобровых плотин и прудов, разнообразие рыб было тоже сравнительно небольшим (см. рис. 7.5, А).

Результаты, полученные на реке Заблудашке, в значительной степени совпадают с данными из р. Лоши. Отличие состоит в том, что здесь нет "старого" пруда типа того, что соответствовал станции 1 р. Лоши. Станция 1 на р. Заблудашке ближе к станции 2 р. Лоши. Здесь в 1997–1998 гг. был пойман лишь один экземпляр вьюна. На станции 2 рыбное население было более разнообразным (см. рис. 7.6). Соответственно станции 1 и 2 р. Заблудашки различаются и по численности, и по биомассе рыб. Как и на

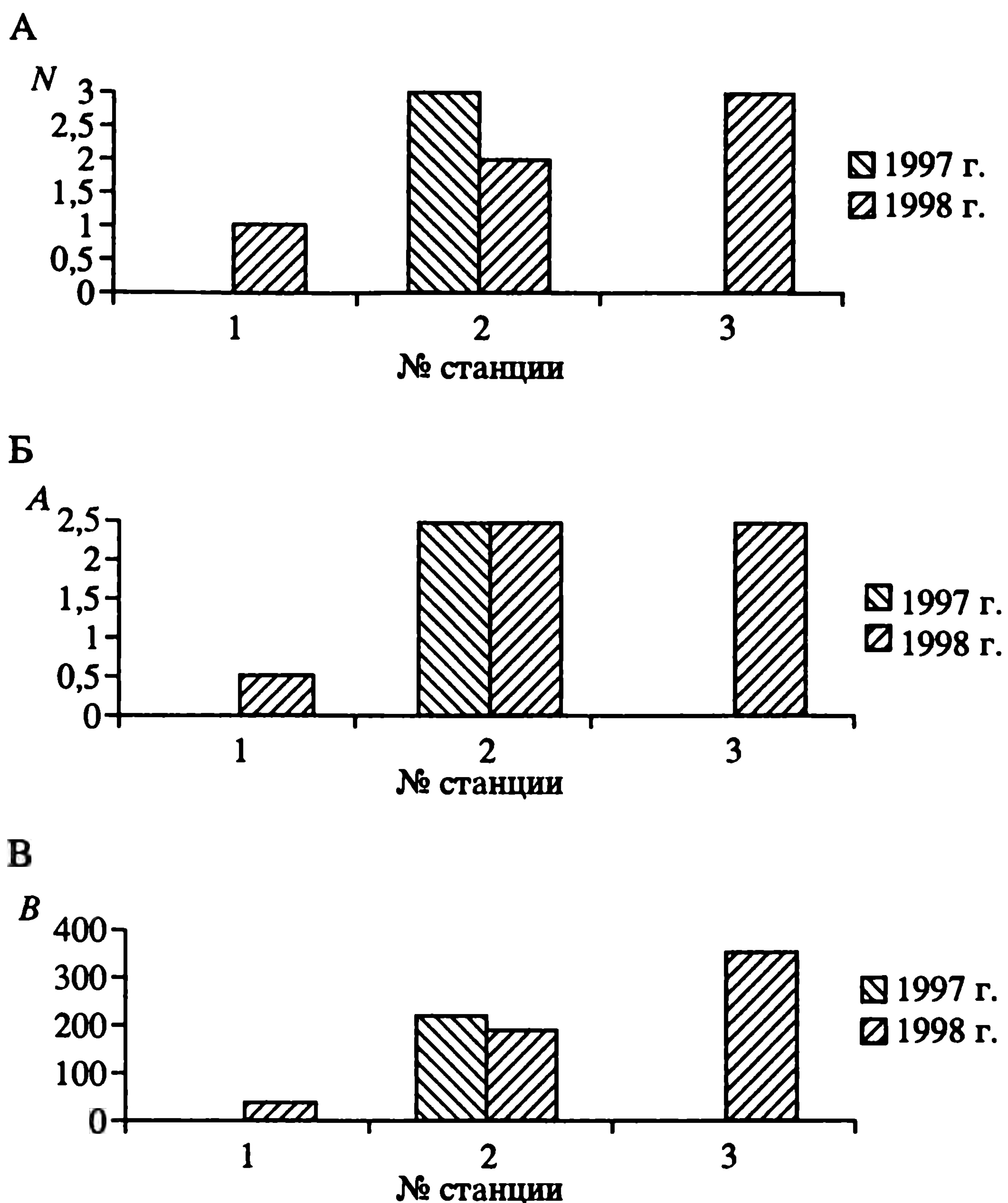


Рис. 7.6. Динамика рыбного населения на трех станциях р. Заблудашки в разные годы

Условные обозначения те же, что и на рис. 7.5

р. Лоше, ниже участков реки, населенных бобрами, наблюдалось некоторое снижение разнообразия (см. рис. 7.6, А).

Большой интерес представляют результаты предпринятых в 1999 г. сезонных наблюдений за распределением рыб в "бобровых реках".

Пробы, взятые в мае, показали несколько иную картину, чем в июне-июле. Разнообразие рыб на станции 1 р. Лоши было исключительно низким: здесь удалось обнаружить лишь 2 вида рыб – окуня (*Perca fluviatilis*) и плотву (*Rutilus rutilus*). Возможно, это связано с особенностями весеннего распределения рыб в реке, чему в немалой степени способствует существенное сходство гидрохимических показателей разных местообитаний после весеннего паводка. Сентябрьские пробы, так же как майские, демонстрируют существенное сближение всех трех станций как по

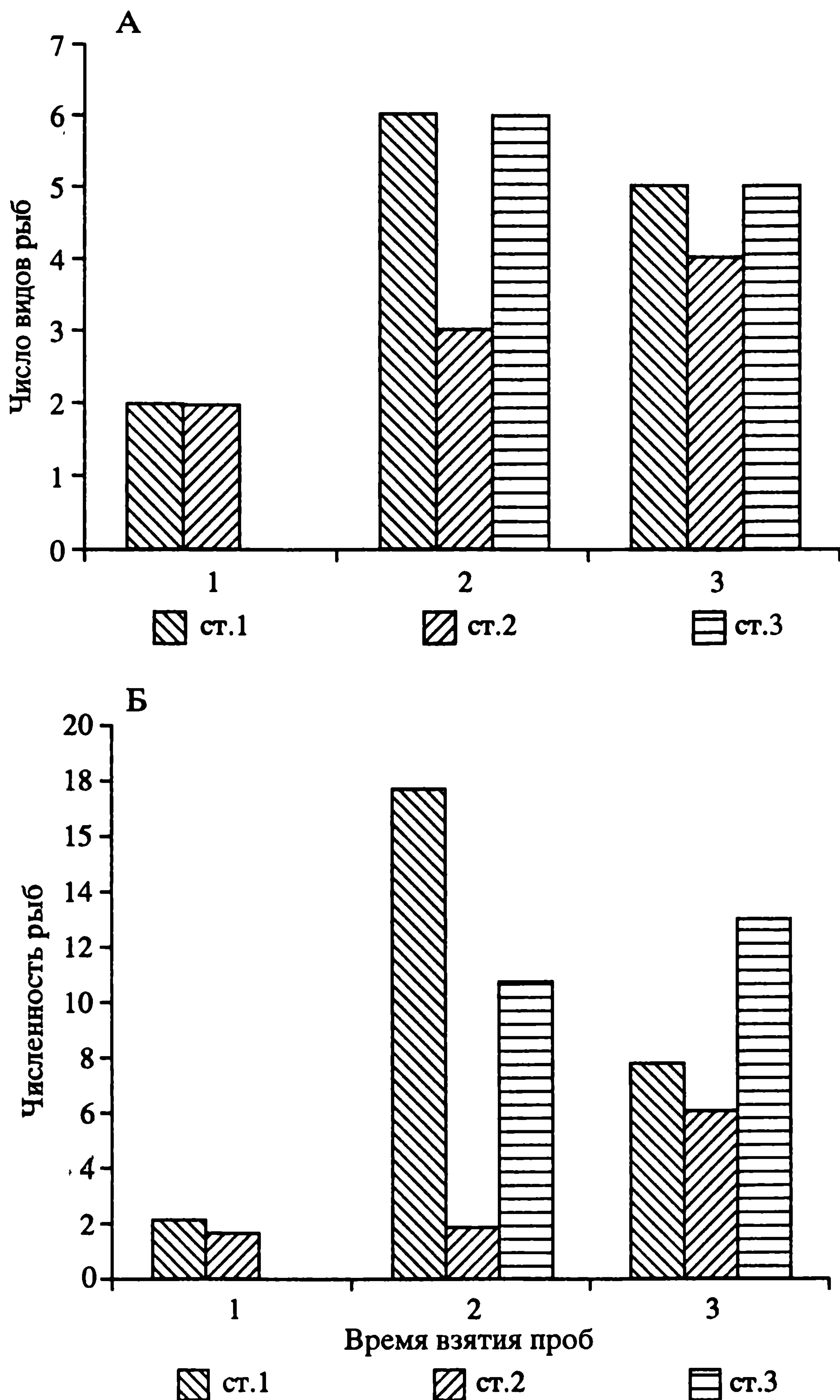


Рис. 7.7. Динамика рыбного населения р. Лоши в разные сезоны года

А – число видов (*N*); Б – численность (на единицу рыболовного усилия в сутки (*A*)); В – биомасса (г на единицу рыболовного усилия в сутки (*B*)); 1 – весна; 2 – лето; 3 – осень

числу видов рыб, так и по их численности и биомассе (рис. 7.7). Есть все основания полагать, что сходство разнообразия и обилия рыбного населения на разных станциях р. Лоши весной и осенью обусловлено относительно низкими температурами воды, что способствует повышению содержания кислорода. Кроме то-

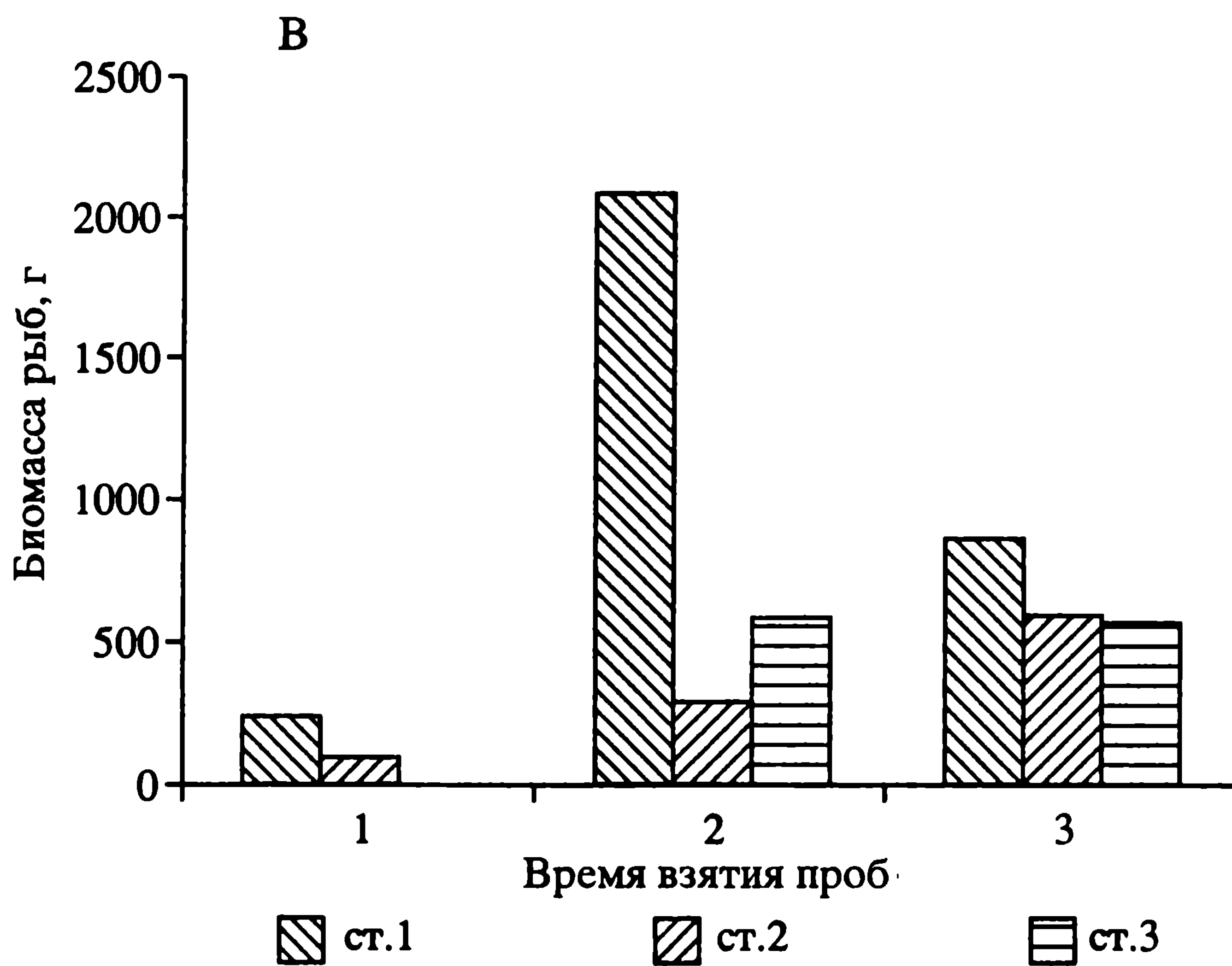


Рис. 7.7 (окончание)

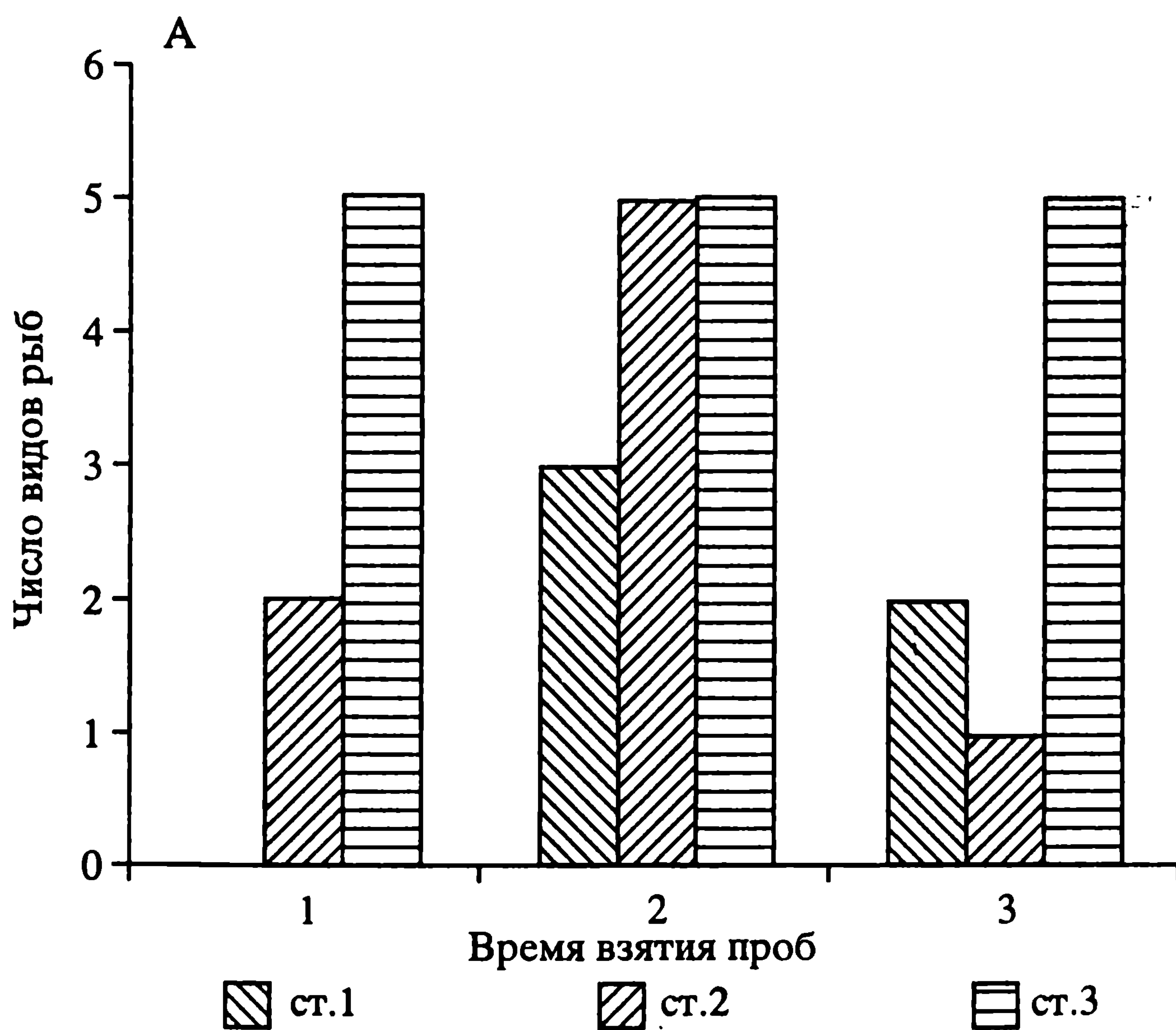


Рис. 7.8. Динамика рыбного населения р. Заблудашки в разные сезоны года
Условные обозначения те же, что и на рис. 7.7

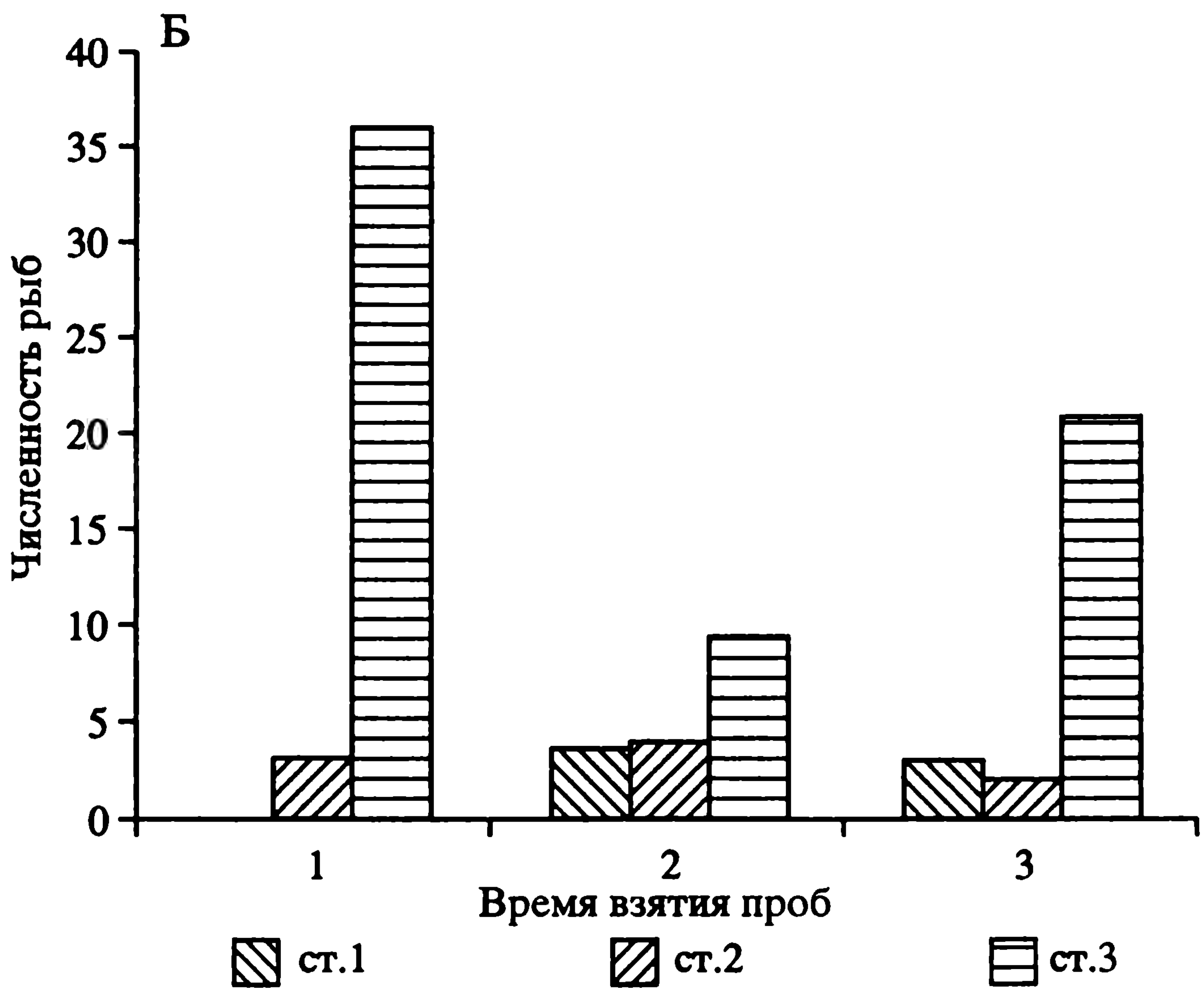


Рис. 7.8 (продолжение)

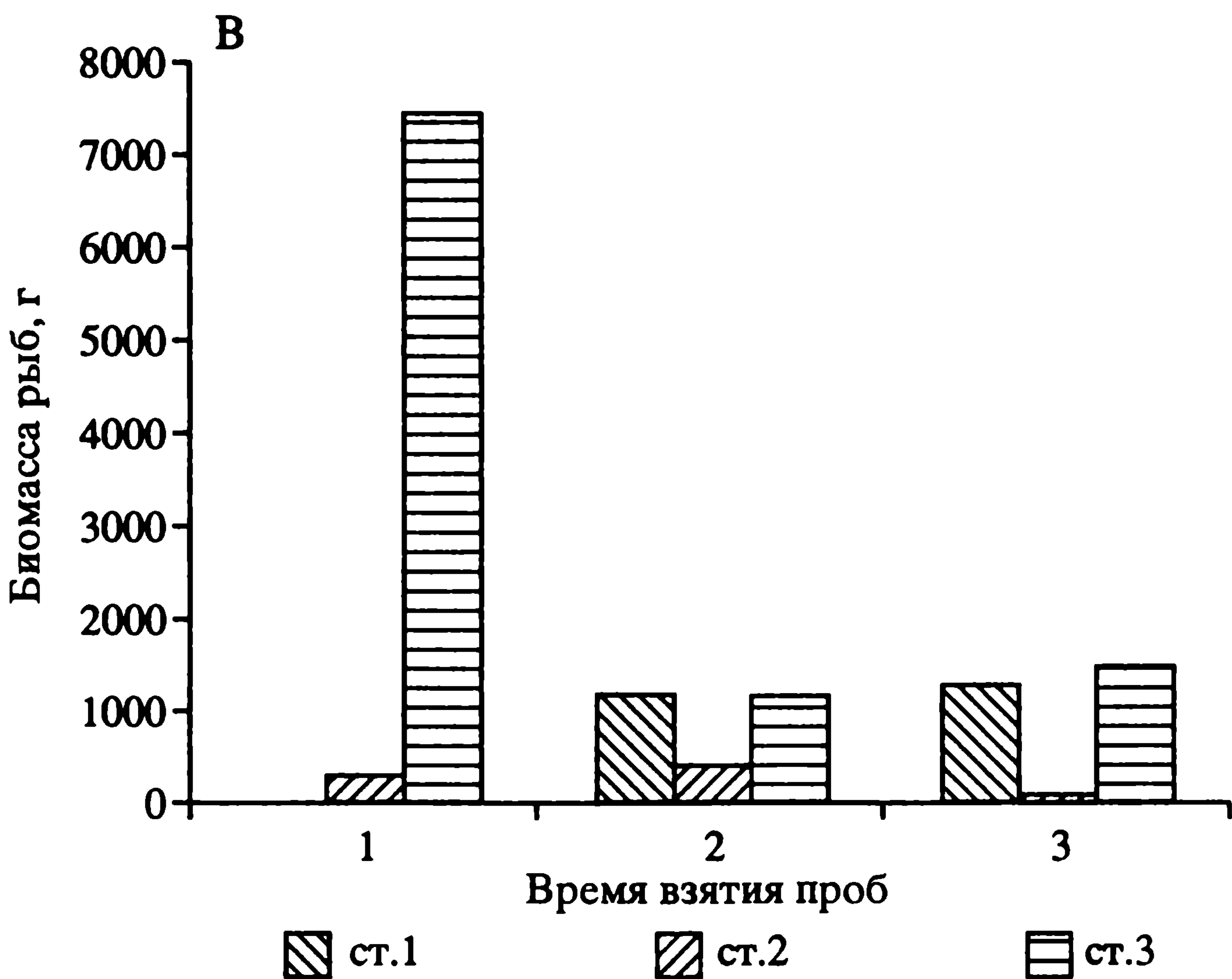


Рис. 7.8 (окончание)

го, вероятно, для станции 2 наблюдается постепенное "старение" пруда и постепенное сближение этого биотопа по своим особенностям со старым бобровым прудом (станция 1).

Результаты, полученные в мае 1999 г. на реке Заблудашке, в большей степени совпадают с летней ситуацией, когда рыбы рас-

пределялись в соответствии со степенью воздействия бобров на их местообитания. Станция 1 на р. Заблудашке с точки зрения условий существования рыб близка к станции 2 р. Лоши. Здесь в мае не было поймано ни одной рыбы. На станции 2 обнаружено только два вида рыб: вьюн (*Misgurnus fossilis*) и плотва (*Rutilus rutilus*). На станции 3, которая на р. Заблудашке является чем-то вроде контроля, так как расположена ниже участков реки, населенных бобрами, в весеннее время наблюдалось самое высокое разнообразие рыб (рис. 7.8), что, безусловно, связано с нерестовыми миграциями из водохранилища таких видов, как синец (*Abramis ballerus*). Безусловно, влияние водохранилища на рыбное население р. Заблудашки гораздо сильнее, чем на рыбное население р. Лоши. Следует принять во внимание, что 1999 г. был исключительно маловодным и засушливым, что отразилось на распределении рыб в р. Заблудашке. В частности, станция 2 в июле и особенно в сентябре представляла собой маленький ручеек, глубиной 30–50 см и шириной менее 1 м. Соответственно численность и биомасса рыб имели исключительно низкие значения. Тем не менее по данным, полученным на станции 1 р. Заблудашки, можно судить о том, что изменения в ассоциациях рыб в бобровых реках происходят исключительно быстро.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований в Дарвинском заповеднике показали, что относительно “молодые” пруды на участках реки, подверженных деятельности бобров, в значительной степени теряют проточность, уровень растворенного кислорода в воде падает, по всей видимости, снижается обеспеченность рыб пищей. В отношении последнего обстоятельства следует отметить, что для ихтиофауны малых рек не характерны облигатные планктофаги и отмеченный рост биомассы зоопланктона (см. главу 5) не приводит к росту кормовой базы для большинства видов. Рыбное население вновь образованных прудов исключительно бедное и по числу видов, и по численности, и по биомассе. В сходных реках той же географической зоны (Ярославская область), не подверженных преобразованиям, ихтиофауна была разнообразнее и в большинстве местообитаний число видов обычно составляло 11–15 (Николаев, Куделин, 1985). Наши наблюдения на малых реках (притоках Волги) Тверской области показали, что там, где нет бобров, в реках встречаются 11–18 видов рыб, а в “бобровых реках – 0–11 видов.

Характерно, что уровень разнообразия рыб, свойственный ненарушенным рекам, не сохраняется на участках, расположен-

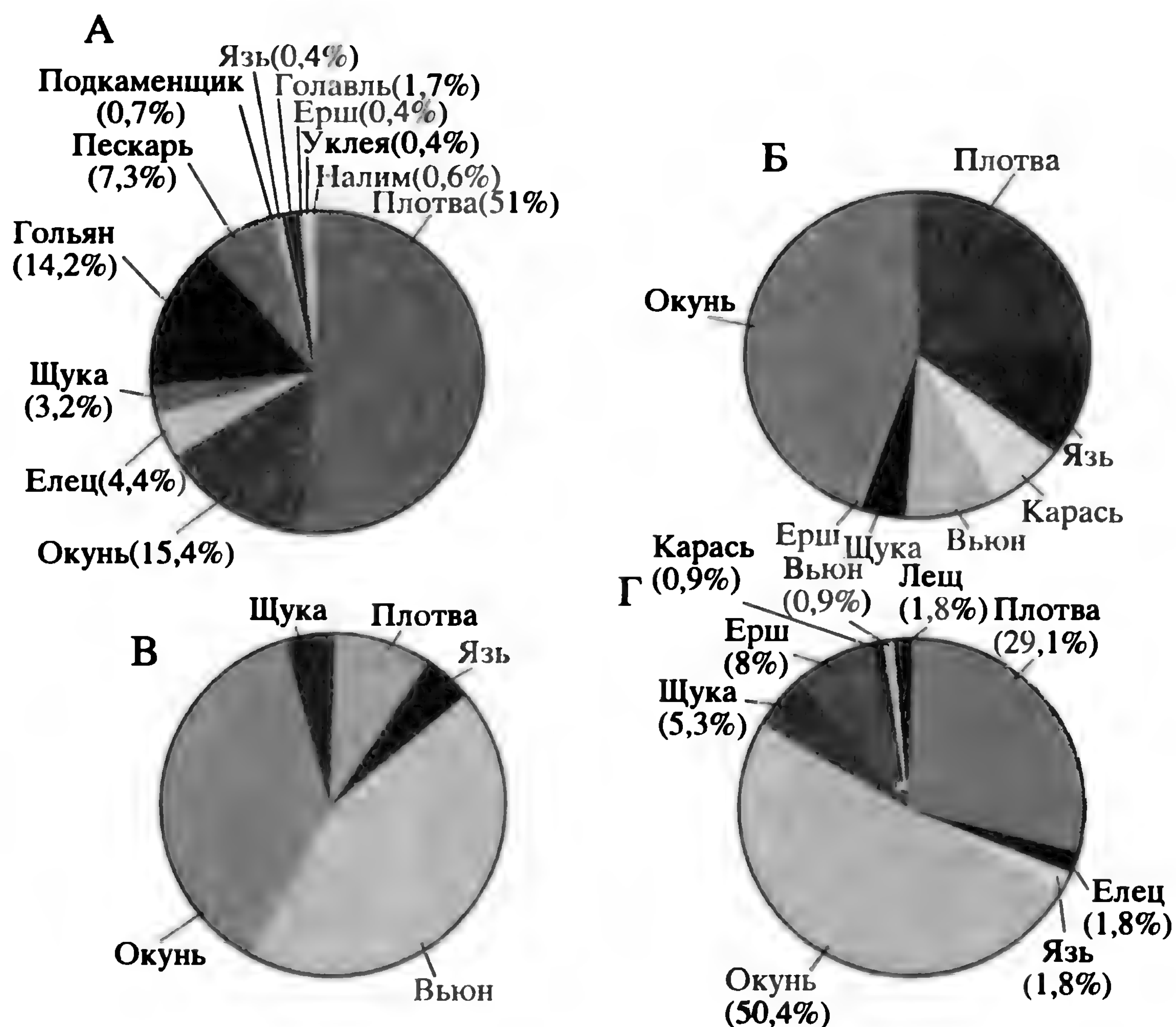


Рис. 7.9. Состав рыбного населения (соотношение численностей популяций разных видов) двух малых рек бассейна верховьев Волги

А – р. Ухра (по: Николаев, Куделин, 1985); р. Лоша (наши данные за 1996–2000 гг.): Б – ст. 1; В – ст. 2; Г – ст. 3

ных ниже зоны активности бобров (см. рис. 7.9). По мере старения прудов начинает формироваться экосистема озерного типа. Изменяется состав водной растительности, растет содержание растворенного кислорода, существенно возрастают разнообразие, численность и биомасса рыб.

Важной особенностью преобразований речных экосистем бобрами является то, что повышение гетерогенности среды изменяет разнообразие и продукцию гидробионтов не только на участках постройки плотин. Зарегулирование стока и гидрохимические изменения оказывают влияние на все участки, включая прежде всего те, которые находятся ниже по течению, вне зоны активности бобров. При этом для рыб участки ниже прудов и плотин обычно характеризуются более низкими показателями разнообразия и обилия, чем местообитания нормального русла реки.

Проведенные исследования сезонной динамики рыбного населения бобровых рек Дарвинского заповедника в значительной степени подтверждают общие тенденции распределения рыб в водотоках, подверженных влиянию бобров. На первых этапах

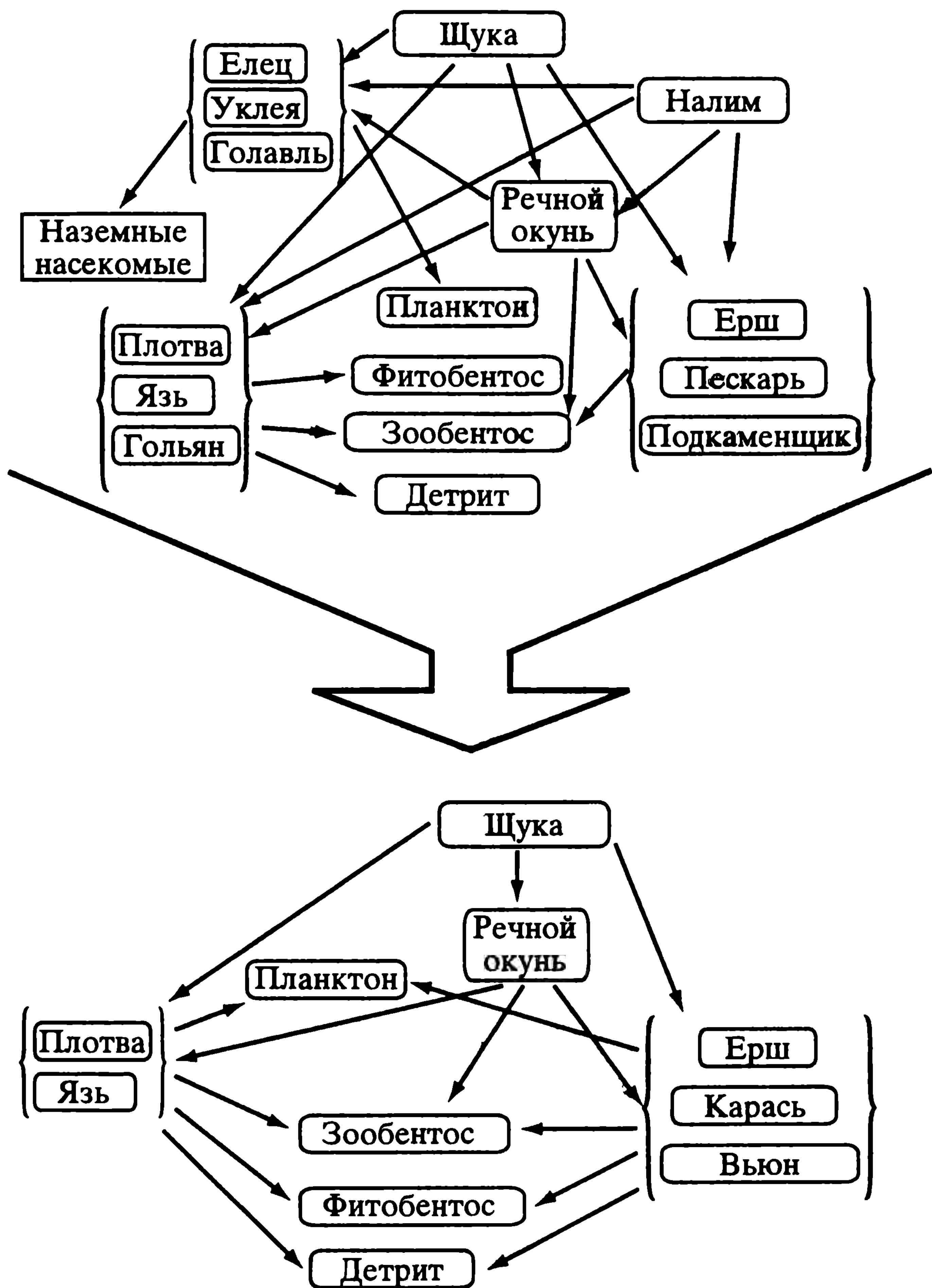


Рис. 7.10. Схема пищевых сетей рыб, населяющих малые реки бассейна верховьев Волги

становления "бобровых прудов" разнообразие рыб резко падает. Это, в частности, подтверждают пробы на станции 2 р. Лоши и станции 1 р. Заблудашки. Строительная деятельность бобров, помимо всего прочего, приводит к физической изоляции рыб от многих участков речных систем. В связи с этим, несмотря на безусловное влияние на гидрохимические свойства стока измененных бобрами верховьев, участки, расположенные ниже всех бобровых плотин, оказываются в большей степени заселенными рыбами (примером этому могут служить результаты, полученные на станции 3 р. Заблудашки в мае), так как они сюда могут проникать из водохранилища. Для некоторых видов, постоянно жи-

вущих в водохранилище, (синца, леща, щуки, плотвы), малые реки являются местами нереста.

Принципиально важными итогами работ следует считать сближение уровней разнообразия, численности и биомассы рыб на разных станциях в относительно холодные периоды года (в мае и сентябре), что, скорее всего, связано с изменением гидрохимических характеристик, в частности содержания растворенного кислорода, которое зависит от температуры воды.

Вторым интересным выводом является сравнительно быстрый темп, с которым идут сукцессионные преобразования в бобровых прудах. Здесь прежде всего следует отметить изменения, наблюдаемые на станции 1 р. Заблудашки, где в относительно молодом пруду с большой активностью бобров происходит формирование рыбного населения. В пробах 1997–1998 гг. и мая 1999 г. на этой станции рыба отсутствовала или ловились единичные особи вьюна (*Misgurnus fossilis*). В июле и сентябре 1999 г. разнообразие и плотность рыб на этой станции были сопоставимы с другими.

Наблюдения на реках Дарвинского заповедника показали, что в условиях малых равнинных рек после вселения бобров существенно изменяется трофическая структура сообществ (рис. 7.10). Многие виды рыб (голавль, уклея, налим) исчезают из-за изменившихся абиотических факторов среды. Другие виды (прежде всего детритофаги) находят в бобровых прудах вполне благоприятные условия. В целом сообщества упрощаются и, видимо, становятся менее стабильными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние 20 лет численность популяций речного бобра на территории России и в сопредельных странах существенно увеличилась. Одними из наиболее распространенных экосистем, которые осваиваются бобрами в нашей стране, являются малые реки. Большинство бобровых поселений Дарвинского заповедника расположено именно на малых реках и ручьях и характеризуется длительным периодом непрерывного существования поселения и активной строительной деятельностью бобров. Наиболее важные формы воздействия бобров на среду обитания – это избирательное кормодобывание и строительная деятельность.

Влияние избирательной кормодобывающей деятельности бобра на прибрежные леса зависит от комплекса факторов: состава древостоя (типа леса), размера образовавшегося прорыва лесного полога, состава, количества и состояния непоедаемых бобрами пород, влияния подтопления и трофической нагрузки со стороны лося. Величина образованных бобрами прорывов определяется обилием и доступностью предпочитаемых древесно-кустарниковых кормов. Избирательная кормодобывающая деятельность бобров приводит к увеличению конкурентных преимуществ непоедаемых растений. Однако простой замены кормовых видов на непоедаемые можно ожидать только на прорывах малого и среднего размеров (0,1–0,4 га) при отсутствии подтопления и слабой трофической нагрузке лося. В прорывах большего размера, при подтоплении почв водами бобровых прудов и/или при высокой трофической нагрузке лося развитие растительности происходит более сложным путем. Влияние бобров выражается в избирательном изъятии более тонких деревьев и не ведет к смене пород.

Деятельность бобров трансформирует все основные части сообществ гидробионтов. Малые реки Дарвинского заповедника имеют ряд особенностей: слабое течение, хорошо развитую водную растительность, сравнительно низкий уровень растворенного кислорода, высокий уровень закисленности воды, сильное влияние на гидрологию и фауну Рыбинского водохранилища. Все это затрудняет сравнение полученных результатов с литератур-

ными данными. Например, бобровые пруды в Северной Америке характеризуются самой высокой продукцией и разнообразием рыб (Hanson, Campbell 1963). Причем рыбы там часто используют бобровые реки для размножения (Schlosser, 1995). В малых реках Дарвинского заповедника рыбы не столь многочисленны и обильны в бобровых прудах, особенно в первые годы их существования, и бобровые реки играют весьма скромную роль как нерестилища рыб.

Наблюдаются следующие стадии развития экосистем бобровых прудов на равнинных реках:

1) бобровый пруд, населенный бобрами, характеризующийся стоячей водой с низким уровнем растворенного кислорода, высоким содержанием питательных веществ, загрязнением, вызванным древесными остатками; в таком пруду наблюдаются несформированность растительного покрова и малое число видов растений, высокая численность и биомасса зоопланктона, разнообразие, численность и биомасса зообентоса и рыб низкие (возраст обычно 2–5 лет);

2) бобровый пруд, в котором бобры не живут, но периодически навещают и чинят плотину; характеризуется примерно такими же условиями, что и пруд с бобрами, но периодически обладает большей проточностью и как следствие более высоким содержанием растворенного кислорода; характеризуется более структурированной и богатой растительностью, более высокими уровнями разнообразия и биомассы зообентоса и рыб (возраст обычно 5–7 лет);

3) пруд без бобров ("старый бобровый пруд"), характеризующийся стоячей водой, большим количеством детрита, более низким, чем пруд с бобрами, уровнем загрязнения древесными остатками; в таком пруду наблюдаются выраженная водно-болотная растительность с наибольшим видовым разнообразием, высокая численность и биомасса зоопланктона, относительно высокое разнообразие, численность и биомасса зообентоса и рыб, существенно изменяется видовой состав и картина пищевой сети (возраст обычно более 10 лет).

Развитие флоры и растительности бобровых прудов начинается с нарушения характерной речной и приречной растительности и идет в направлении быстрой ее трансформации: в пруду (в бывшем речном русле) происходит увеличение площадей водной растительности, изменение видового и ценотического состава, характера зарастания; вдоль берега приречные луга и леса замещаются болотной растительностью: осоковыми и черноольховыми топями. В результате возрастает видовое и ценотическое разнообразие, а общий облик растительного по-

крова становится более похожим на таковой небольших лесных водоемов.

Результаты, полученные на реках Дарвинского заповедника, показали быстрый рост численности и биомассы беспозвоночных в толще воды прудов сразу же после сооружения бобрами плотины и сохранение высокого уровня этих показателей в последующие годы. Сходные результаты были получены на других бобровых реках средней полосы России (Легейда, Рогозянская, 1981; Легейда и др., 1987; Никаноров и др., 1987). Однако в Финляндии в смоделированных бобровых прудах рост численности зоопланктона (Cladocera) наблюдался лишь в первый год существования пруда, затем (на второй год) наблюдалось его падение (Nummi 1989).

Представляется очевидным, что быстрый рост численности и биомассы зоопланктона в бобровых прудах связан с резким снижением скорости течения и ростом содержания биогенных и органических веществ.

Сооружение плотин на малых реках способствует повышению накопления тонкого органического вещества (Francis et al., 1985). В результате собиратели и хищники являются наиболее многочисленными бентосными животными бобровых прудов (Sprules, 1941; McDowell, Naiman, 1986). Сходные результаты были получены для рек Дарвинского заповедника. Из бентосных организмов здесь доминировали личинки Chironomidae. Более важно то, что на разных участках бобровых рек наблюдался разный состав бентосных организмов. Этот пример демонстрирует доминирование потребителей диатомовых и детрита (*Tubifex tubifex, Cloen dipterum, Tanypus vilipenis, Glyptotendipes* gr. *gripekoveni, Chironomus plumosus*) и упрощение (по крайней мере в июле) пищевой сети в пруду, в котором бобры еще активны.

Суммируя материалы, полученные на реках Дарвинского заповедника, результаты наблюдений на волжских реках, где нет бобров (наблюдения 2002 г.), и литературные данные по малым рекам из данного региона (Николаев, Куделин, 1985), можно предложить общую схему изменений пищевой сети, связанной с рыбами. Ассоциации рыб малых реках верховьев Волги, не заселенных бобрами, довольно разнообразны и имеют в своем составе виды, питающиеся планктоном и наземными насекомыми: елец (*Leuciscus leuciscus*), голавль (*L. cephalus*) и уклея (*Alburnus alburnus*) (см. рис. 7.10). Рыбоядные представлены тремя видами: щукой (*Esox lucius*), налимом (*Lota lota*) и окунем (*Perca fluviatilis*). Ассоциации рыб “старых” бобровых прудов не столь разнообразны, как в местообитаниях малых рек, в которых бобры не встречаются. В таких реках на отдельных станциях наблюдалось 11–18

видов рыб, а в бобровых реках 0–11 видов. Елец, голавль, уклея и налим избегают бобровые реки из-за низкого содержания растворенного кислорода. Высокий уровень детрита обеспечивает пищей такие виды, как язь (*Leuciscus idus*) и золотой карась (*Carassius carassius*). Многие виды рыб в бобровых реках включают в свой рацион планктонных ракообразных. В сообщество входит только один облигатный рыбоядный вид (см. рис. 7.10). Таким образом, сообщества гидробионтов бобровых рек имеют по сравнению с обычными реками совершенно иную структуру: они более простые и, скорее всего, менее стабильные. Сообщества старых бобровых прудов ближе к сообществам лесных озер, чем к сообществам малых рек.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А.Л., Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 715 с.

Алисов Б.П. Климат СССР. М., 1956. 128 с.

Алисов В.П. Принципы климатического районирования СССР. // Изв. АН СССР. Серия геогр. 1959. № 6. С.118–125.

Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Афанасьева Т.В., Василенко В.И., Терешина Т.В., Шеремет Б.В. Почвы СССР. М.: Мысль, 1979. 380 с.

Балодис М.М. Бобр: Биология и место в природно-хозяйственном комплексе республики. Рига: Зинатне, 1990, 270 с.

Барабаш-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяков Ю.В. Бобры бассейна Дона: Экология и вопросы хозяйства: (Монографический очерк) // Тр. Хопер. гос. заповедника. Воронеж. кн. изд-во, 1961. Вып. V. С. 5–115.

Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. 64 с.

Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966. С. 162–189.

Бобров А.А. Флористические находки в Дарвинском государственном заповеднике (ДГЗ) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 62.

Бобров А.А. Флора водотоков Верхнего Поволжья // Ботан. журн. 1999а. Т. 84, № 1. С. 93–104.

Бобров А.А. Флора и растительность водотоков Верхнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999б. 20 с.

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.

Богдановская-Гиенэф И.Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946, Вып. 2. С. 425–468.

Бородина М.Н. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Изд-во М-ва сел. хоз-ва СССР, 1956. С. 95–136.

Бородина М.Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Тр. Окск. гос. заповедника. 1960. Вып. 3. С. 41–76.

Бородина М.Н. Материалы к изучению динамики мокшанской бобровой популяции // Тр. Морд. гос. заповедника. Саранск: Морд. кн. изд-во, 1966. Вып. 3. С. 5–38.

Боруцкий Е.В., Степанова Л.А. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб., 1991. 503 с.
Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 186 с.
Брагинский Л.П. Динамика прудового зоопланктона и ее изменения под влиянием удобрений: Автореф. дис. канд. биол. наук, Киев, 1957. 17 с.
Вендров С.Л., Дьяков К.Н. Водохранилища и окружающая природная среда. М., 1976. С. 70–109.
Владыченский С.А. Почвенно-мелиоративная характеристика прибрежной территории Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин. гос. заповедника. Сев.-Зап. кн. изд-во, 1968. С. 182–215.
Волкова Л.А., Жукова А.Л., Потемкин А.Д., Немцева Н.Д. Мохообразные Дарвинского государственного заповедника // Флора и растительность Тверской области: Сб. науч. тр. Тверь, 1994. С. 13–24.
Волох А.М. Строительная деятельность бобров в зоне влияния Кременчугской и Каневской ГЭС на Днепре // Хозяйственная деятельность и охотничья фауна. Киров, 1980. Т. 2. С. 76–77.
Вомперский С.Э. Биологические основы лесоосушения: Рост древостоев в связи с факторами среды осушаемых торфяных почв. М., 1968. 312 с.
Георгиевский А.Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 6. С. 52–62.
Горшков Д.Ю., Горшков Ю.А., Истер-Пилчер А.Л., Пилчер Б.К. Особенности питания бобра, реинтродуцированного в Волжско-Камском заповеднике // Тр. Первого Евро-Амер. конгр. по бобру. Казань, 2001. С. 127–139 (Тр. Волжско-Камск. гос. природ. заповедника; Вып. 4).
Грошев Б.И., Мороз П.И., Сеперович И.П., Синицын С.Г Лесотаксационный справочник. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 208 с.
Данилов П.И., Андреев В.А., Марковский В.А. Состояние популяций канадского (*Castor canadensis* Kuhl.) и европейского (*Castor fiber* L.) бобров в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 144–151.
Дарвинский заповедник / Под ред. А.М. Леонтьева. Вологда, 1957. 103 с.
Дворников М.Г., Дворникова Н.П. Взаимосвязи промысловых млекопитающих с растительным покровом в лесных экосистемах Южного Урала: Препринт. Свердловск, 1986. 71 с.
Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 24 с.
Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: Общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 35–50.
Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Иванов В.К., Крылов А.В. Локальное биоразнообразие и гетерогенность среды на примере "бобровых рек" Дарвинского заповедника // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. Материалы Междунар. конф., г. Москва, 21–23 апр. 1999 г., М., 2000. С. 84–91.
Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.В., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в " бобровых реках" Дарвинского государственного заповедника // Тр. Первого Евро-Амер. конгр. по бобру. Казань, 2001. С. 140–151. (Тр. Волжско-Камск. гос. природ. заповедника; Вып. 4).

Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.

Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. М.: Изд-во МГУ, 1995. 320 с.

Докучаев В.В. Способы образования речных долин Европейской России. Избр. соч. М., 1949. Т. 1, 2. С. 191–200.

Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.

Дьяков Ю.В. Методы и техника количественного учета речных бобров // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1975. Т. 1, вып. 21. С.160–175.

Евлампиева Н.А., Снегирев В.В., Томашевский К.Е. Современное состояние популяции бобра Калининской области // Охрана природы Верхневолжья. Калинин, 1979. С. 19–22.

Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек: (На примере заповедника "Брянский лес") // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1997. Т. 102, № 6. С. 34–41.

Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriol., 1967. Vol. 12, № 3. P. 27–46.

Железнова Г.В. Флора листостебельных мхов европейского Северо-Востока. СПб., 1994. 149 с.

Завьялов Н.А. О влиянии бобровых плотин на почвы Дарвинского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Воронеж. гос. биосфер. заповедника. Воронеж, 1997. С. 158–159.

Завьялов Н.А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1999а. 191 с.

Завьялов Н.А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике. Автореф. Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М.: Институт лесоведения РАН. 1999б. 25 с.

Завьялов Н.А. Некоторые наблюдения за маркировочным поведением бобров (*Castor fiber* L.) в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 1. С. 12–20.

Завьялов Н.А., Бобров А.А. Влияние жизнедеятельности бобра на организацию и динамику фитоценозов Дарвинского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию Воронеж. гос. биосфер, заповедника. Воронеж, 1997. С. 159–160.

Завьялов Н.А., Бобров А.А. Роль бобра в развитии южнотаежных лесов Дарвинского заповедника // Экология таежных лесов: Материалы Междунар. конф. Сыктывкар, 1998. С. 139–140.

Завьялов Н.А., Бобров А.А. Роль бобра (*Castor fiber* L.) в преобразовании лесных фитоценозов Дарвинского заповедника // Заповедное дело: Науч.-метод. зап. комис. по заповед. делу. 1999. Вып. 4. С. 14–35.

Завьялов Н.А., Зуева С.С. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) // Лесоведение. 1998. № 5. С. 38–47.

Зарипов Р.З., Юшина Н.Г К изучению питания речного бобра в Марийской АССР // Тр. Воронеж, гос. заповедника. 1976. Т. 2, вып. 21. С. 84–88.

Зеленецкий Н.М. Рыбы // Фауна Дарвинского заповедника / Под ред. В.Е. Соколова. М., 1988. С. 21–25.
Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.
Калецкая М.Л.,Немцева С.Ф., Скокова Н.Н. Дарвинский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. I. М: Мысль. 1988. С. 153–184.
Калецкая М.Л., Тупицина Л.Ф. Млекопитающие // Фауна Дарвин. заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. М., 1988. С. 58–64.
Камлюк Л.В. Закономерности функционирования зоопланктонного сообщества экосистем рыбоводных прудов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 1992. 39 с.
Каньшиев В.Я. Речной бобр (*Castor fiber*) в Ленинградской области. // Зоол. журн. 1983. Т. 62, № 4. С. 603–610.
Карандеева М.В. Геоморфология европейской части СССР. М., 1957. 314 с.
Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. М.: Изд-во МГУ, 1993. 184 с.
Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
Киселев И.А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод. М.; Л., 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 183–265.
Коротков К.О., Морозова О.В. Биофлора Валдайского лесничества (Новгородская область) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 3. С. 395–406.
Корчагин А.А., Сенянинова-Корчагина М.В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвин. гос. заповедника. 1957. Вып. 4. С. 291–402.
Крапивный А.П. К вопросу о лабильности и индикаторных формах строительного стереотипа поведения бобров в Белоруссии. Рукопись. Деп. в ВИНИТИ. 1983. № 1391-83ДЕП. 17.03.87.
Круглова А.Н. Видовой состав зоопланктона лососевых рек бассейна Онежского озера // Лососевые Карелии / Под ред. О.И. Потаповой, Ю.А. Смирнова. Петрозаводск: Ин-т биологии АН СССР, 1976. С. 138–145.
Крылов А.В. Зоопланктон малых рек: развитие и распределение // Материалы VII съезда Всерос. гидробиол. о-ва РАН. Казань, 1996. С. 132–134.
Крылов А.В. Сравнительная характеристика развития зоопланктона малых рек в различных биотопах: (Контакт сточных и природных вод; контакт вод реки и водохранилища; жизнедеятельность бобров) // Тр. Первого Евро-Амер. конгр. по бобру. Казань, 2001. С. 158–166. (Тр. Волжско-Камск. гос. природ. заповедника; Вып. 4).
Крылов А.В. Изменение структурной организации зоопланктона малой реки в условиях различной проточности // Биология внутр. вод. 2002а, № 2. С. 51–54.
Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология, 2002б, № 5. С. 350–357.
Крылов А.В., Завьялов Н.А. Зоопланктон малой северной реки, заселенной бобрами // Гидробиологические исследования в заповедниках. М., 1996. С. 32–41. (Проблемы заповед. дела; Вып. 8).
Крылов А.В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной ре-

ки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 5. С. 3–7.
Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Рязань, 1975. С. 5–124. (Тр. Окск. гос. заповедника. Вып. 11).
Кузнецова М.А. Изменение структурно-функциональных характеристик зоопланктона в ходе эвтрофикации разнотипных озер в аспекте концепции сукцессии: (На примере озер Восточно-Европейской равнины): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2002. 36 с.
Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 215 с.
Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
Кутова Т.Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин, гос. заповедника. 1957. Вып. 4. С. 403–466.
Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1981. 272 с.
Легейда И.С., Рогозянская Т.Д. Зоопланктон мест обитания бобров // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 16–21.
Легейда И.С., Долинский В.Л., Рогозянская Т.Д. О влиянии бобров на гидрофауну // Там же. 1987. Т. 23, № 6. С. 97–98.
Леонтьев А.М. Основные закономерности распространения растительности Молого-Шекснинского междуречья до образования Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин. гос. заповедника на Рыбинском водохранилище. М., 1949. С. 9–32.
Леонтьев А.М. К экологии сфагновых мхов на северо-западных берегах Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвин. гос. заповедника, 1956. Вып. 3. С. 3–26.
Леонтьев А.М., Успенская А.А., Куражковский Л.Н., Кутова Т.Н. Растительность и почвы // Дарвинский заповедник. Вологда. 1957. С. 20–68.
Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 3–49.
Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 1986. 19 с.
Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
Молотков В.Е., Свирский В.Г Экологическая сукцессия, видовое разнообразие в сообществах зоопланктона прудовых экосистем в связи с их эвтрофикацией // Моделирование биологических сообществ. Владивосток, 1975. С. 54–61.
Монченко В.И. Шелепнороти циклоподібни циклопи (Cyclopidae). Киев, 1974. 452 с. (Фауна Украіни; Вып. 27, № 3).
Мусина Г.В., Нехлюдова А.С., Севастьянов В.И. Род Сердечник // Биологическая флора Московской области. М., 1993. Вып. 9. Ч. 2. С. 3–30.
Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

Немцева Н.Д. Флора болот Дарвинского государственного заповедника. 1. Флора сосудистых растений // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1996. С. 69–81.

Немцева С.Ф., Немцева Н.Д. Сосудистые растения Дарвинского заповедника: (Оперативно-информационный материал). М., 1987. 52 с. (Флора и фауна заповедников СССР).

Никаноров А.С., Погребов В.Б., Рябова В.Н. Распределение планктона в водотоке, заселенном бобром *Castor fiber* L. // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып. 3(17). С. 102–105.

Николаев А.Г Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов усманьворонежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Воронеж: Биомик, 1997. С. 81–98. (Тр. Воронеж. биосферн. гос. заповедника).

Николаев С.А., Куделин В.М. Ихтиоценозы малых рек Ярославской области // Биоценология рек и озер Волжского бассейна / Под ред. Л.А. Жакова. Ярославль, 1985. С. 61–70.

Нифанов Н.А. Современное распределение и численность бобров по административным районам Вологодской области // Принципы рационального планирования и пути интенсификации использования бобра. Воронеж, 1980. С. 17–19.

Новский В.А. Рельеф // Природа и хозяйство Ярославской области. Ярославль, 1959. Ч. 1: Природа. С. 142–173.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2.

Определение продукции популяций водных сообществ. Новосибирск: Наука, 2000. 63 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР: (Планктон и бентос). Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 511 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1: Низшие беспозвоночные. СПб., 1994. 394 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб., 1995. 627 с.

Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области: Высшие растения // СПб., 1993. 262 с. (Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей; Т. 77, вып. 3).

Папченков В.Г О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1985. № 6. С. 8–13.

Папченков В.Г., Бобров А.А., Чемерис Е.В. и др. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 3. С. 153–157.

Паровщиков В.Я. Корма речных бобров под Архангельском // Зоол. журн. 1961. Т. 40, № 4. С. 623–624.

Писанов В.С. Ельники сложные в условиях влияния водохранилища // Лесн. журн. 1995. № 2/3. С. 19–22.

Писанов В.С. Заключительный отчет за 1991–1995 гг. по теме: “Изучение и уточнение характера и последствий антропогенных воздействий на экосистемы заповедника и их отдельные компоненты”. Борок, 1996. 122 с. Рукопись. Архив Дарвинского заповедника.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. М.: Колос. 1968. 440 с.

Попов М.Г. Род 1210. Незабудка – Myosotis L. // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 352–385.

Прилепский Н.Г., Карпухина Е.А. Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 5. С. 77–90.

Проект организации и развития лесного хозяйства Дарвинского гос. заповедника Управления заповедного дела Министерства экологии и природных ресурсов Российской Федерации. Т. 3. Захаринское лесничество. Кн. 2. 1991.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.

Ремезов Н.П. Изучение влияния подтопления на лесорастительные свойства почвы. Рукопись. Кафедра почвоведения МГУ. 1947.

Ремезов Н.П. Зависимость между почвенными условиями местопроизрастания и типами леса на примере Молого-Шекснинского полесья // Почвоведение. 1955. №. 8. С. 26–37.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. Верхневолжский район. Кн. 1. М., 1973. 475 с.

Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. М.,1948. 320 с. (Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3, вып. 3).

Савинов В.А., Воропанова Т.А. Животный мир // Природа Вологодской области. Вологда. 1957. С. 300–322.

Савич Л.И., Ладыженская К.И. Определитель печеночных мхов севера европейской части СССР. М.; Л., 1936. 309 с.

Савич-Любицкая Л.И. Сфагновые (торфяные) мхи. М.; Л., 1952. 254 с. (Флора споровых растений СССР; Т. 1).

Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.

Самсонова Л.И. Флора цветковых и сосудистых споровых растений Дарвинского заповедника // Тр. Дарвин, гос. заповедника. 1959. Вып. 5. С. 5–112.

Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Тр. Первого Евро-Амер. конгр. по бобру. Казань, 2001. С. 27–38. (Тр. Волжско-Камск. гос. природ. заповедника; Вып. 4).

Свириденко Б.Ф. Структура водной ценофлоры Северного Казахстана // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 46–57.

Семенов-Тян-Шанский О.И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапланд. заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 177–214.

Синицын М.Г., Русанов А.В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 30–40.

Смирнов К.А. Роль лося в биоценозах южной тайги. М.: Наука, 1987. 113 с.

Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Л.: Наука, 1971. 531 с. (Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1, вып. 2).

Соловьев В.А. Заметки по биологии речного бобра в Калининской области. Калинин. гос. пед. ин-т. Учен. зап. Каф. зоологии. 1964. Т. 31. С. 123–135.

Соловьев В.А. Речной бобр Валдайской возвышенности и Верхневолжских низин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 19 с.

Соловьев В.А. Количественный учет бобра методом измерений ширины следа резца на древесных погрызах // Учен. зап. Рязан. гос. пед. ин-та. Зоология. Рязань, 1971. Т. 105. С. 110–125.

Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ. 1991. 208 с.

Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России: (Биология, ресурсоведение, рациональное использование). Изд-во ГУ Центрохотконтроль, 2000. Вып. 2. 131 с.

Спиридонов А.И., Спиридонова Н.А. К геоморфологии Молого-Шекснинской низины // Вести. МГУ. 1951. № 12. С. 131–142.

Список мхов бывшего СССР / Под ред. С.И. Игнатова, О.М. Афониной // Arctoa: Бриол. журн. 1992. Т. 1, № 1/2. С. 1–85.

Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 852 с.

Успенская А.А. Материалы к изучению почвенного покрова основных типов лесов Дарвинского государственного заповедника // Тр. Дарвин. гос. заповедника. 1968. Вып. 9. С. 123–181.

Феклистов П.А. Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне р. Уфтюги // Лесн. журн. 1984. № 6. С. 33–35. Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. 451 с.

Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 404 с.; 1976. Т. 2. 236 с.; 1978. Т. 3. 258 с.; 1979. Т. 4. 355 с.; 1981. Т. 5. 379 с.; 1987. Т. 6. 254 с.; 1989. Т. 8. 412 с.; 1994. Т. 7. 319 с.

Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; 1976. Т. 3. 294 с.; 1977. Т. 4. 312 с.

Цвелев Н.Н. Род 41. Вейник – Calamagrostis Adans. // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 217–225.

Цвелев Н.Н. Род 58. Вейник – Calamagrostis Adans. // Злаки СССР. Л., 1976. С. 297–320.

Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных: Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология, 1981. № 3. С. 71–77.

Чуйков Ю.С. Зоопланктон Северного Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенных воздействий: Дис. д-ра биол. наук в форме науч. докл. СПб., 1995. 73 с.

Шилов И.А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57, № 5. С. 12–20.

Шилов И.А. К вопросу о питании речного бобра (*Castor fiber* L.) // Зоол. журн. 1952. Т. 31, № 6. С. 924–931.

Шляков Р.Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961. 251 с.

Щеголев В.Н. Фауна, биология и экономическое значение млекопитающих Череповецкой губернии // Тр. О-ва по изучению Череповец. края. Череповец, 1925. 37 с.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята: Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-восточной Сибири. Л., 1968. 236 с.

Aldous S.A. 1938. Beaver food utilization studies // J. of Wildlife Manadgement № 2. P. 215–222.

Aleksiuk M. Scent-mound communication, territoriallity, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. 1968. Vol. 49, № 4. P. 759–762.

Barmuta L.A. Habitat patchiness and macrobenthic community structure in an upland stream in temperate Victoria, Australia // Freshwater Biol. 1989. Vol. 21. № 2. P. 223–236.
Barnes W.J., Dibble E. The effects of beaver in riverbank forest succession // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 66. P. 40–44.
Basey J.M., Jenkins S.H. Influences of predation risk and energy maximization on food selection by beavers (*Castor canadensis*) // Can. J. Zool. 1995. Vol. 73. P. 2197–2208.
Basey J.M., Jenkins S.H., Miller G.C. Food selection by beavers in relation to inducible defenses of *Populus tremuloides* // Oikos. 1990. Vol. 59. P. 57–62.
Bilby R.E., Likens G.E. Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems // Ecology. 1980. Vol. 61, № 5. P. 1107–1113.
Bobrov A.A., Chemeris E.V. On the flora of beaver ponds in the Darwin Reserve (Upper Volga, Russia) // The European Beaver in a new millenium: Proc. 2nd European Beaver Symposium, 27–30 Sept. 2000, Bialowieza, Poland / Ed. A. Czech, G. Schwab. Krakow: Carpathian Heritage Society, 2001. P. 113–121.
Brummitt R.K. Vascular plant families and genera. Kew, 1992. 804 p.
Casper S.J., Krausch H.D. Pteridophyta und Anthophyta. T. 1 // Süßwasserflora von Mitteleuropa / Hrsg. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig. Jena, 1980. Bd. 23. S. 1–403.
Casper S.J., Krausch H.D. Pteridophyta und Anthophyta. T. 2. // Ibid., 1981. Bd. 24. S. 404–908.
Collen P., Gibson R.J. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish – a review // Rev. in Fish Biol. and Fisheries. 2001. Vol. 10. P. 439–461.
Donkor N.T., Frixell J.M. Impact of beaver foraging on lowland boreal forest of Algonquin Provincial Park, Ontario // J. Forest Ecol. and Manag. 1999. Vol. 118. P. 83–92.
Donkor N.T., Frixell J.M. Lowland boreal forest characterization in Algonquin Provincial Park relative to beaver (*Castor canadensis*) foraging and edaphic factors // Plant Ecol. 2000. Vol. 148. P. 1–12.
Dudgeon D. The influence of riparian vegetation on macroinvertebrate community in four Hong Kong streams // J. Zool. 1988. Vol. 216, N 4. P. 609–627.
Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Gottingen, 1991. 248 S. (Scr. Geobot; Bd. 18).
Francis M.M., Naiman R.J., Melillo J.M. Nitrogen fixation in subarctic streams influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Hydrobiologia 1985. Vol. 121. P. 193–202.
Fryxell J.M. Space use by beavers in relation to resource abundance // Oikos. 1992. Vol. 64. P. 474–478.
Fryxell J.M.. Doucet C.M. Provisioning time and central place foraging in beavers // Canad. J. Zool. 1991. Vol. 69. P. 1308–1313.
Gill D. The evolution of a discrete beaver habitat // Canad. Field-Natur. 1972. Vol. 86, N 3. P. 233–239.
Gray L.J., Johnson K.W. Trophic structure of benthic macroinvertebrate in Kings Creek // Trans. Kans. Acad. Sci. 1988. Vol. 91, N 1. P. 178–184.
Hägglund A., Sjöberg G. Effects of beaver dams on the fish fauna of forest streams // Forest Ecol. and Manag. 1999. Vol. 115. P. 259–266.

Hall J.G. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagen Creek, California // Ecology. 1960. Vol. 41, N 3. P. 484–494.
Hanson W.D., Campbell R.S. The effects of pool size and beaver activity on distribution and abundance of warm-water fishes in a North Missouri stream // Amer. Midland Natur. 1963. Vol. 69. P. 136–149.
Hawkins C.P., Murphy M.L., Anderson N.H. Effects of canopy, substrate composition, and gradient on the structure of macroinvertebrate communities in cascade range streams of Oregon // Ecology. 1982. Vol. 63, N 6. P. 1840–1856.
Hildrew A.G., Townsend C.R. Organization in freshwater benthic communities // Organization of communities past and present / Ed. J.H.R. Gee. Oxford. Blackwell, 1987. P. 343–371.
Hodkinson I.D. A community analysis of the benthic insect fauna of an abandoned beaver pond. // J. Anim. Ecol. 1975. Vol. 44, P. 533–552.
Hynes H.B.N. The stream and its valley // Intern. Verein. theor. und angew. Limnol. Verhandl. 1974. Vol. 19. P. 1–15.
Jenkins S.H. A size-distance relation in food selection by beavers // Ecology. 1980.Vol. 64(4). P. 740-746.
Jenkins S.H. Busher P.E. Castor canadensis // Mammalian species. 1979. N 120. P. 1–8.
Johnston C.A., Naiman R.J. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition // Canad. J. Forest. Res. 1990. Vol. 20. P. 1036–1043.
Korinek V., Fott J., Fuksa J. et al. Carp ponds of Central Europe // Managed aquatic ecosystems / Ed. R.G. Michael. Amsterdam: Elsevier, 1987. P. 29–62.
Lester P.J., Mitchell S.F., Scott D. Substrate and shade: Mechanisms of willow tree influence on the macroinvertebrate community of Heeney Creek, South Island, New Zeland // Arch. Hydrobiol. 1996. Vol. 136, N 2. P. 145–158.
Martinsen G.D., Driebe E.M., Whitham T.G. Inderect interactions mediated by changing plant chemistry: beaver browsing benefits beetles // Ecology. 1998. Vol. 79, N 1. P. 192–200.
McDowell D., Naiman R.J. Structure and function of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Oecologia (Berlin). 1986.Vol. 68, P. 481–489.
McGinley M.A., Whitham T.G. Central place foraging by beavers (Castor canadensis): A test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*) // Ibid. 1985. Vol. 66. P. 558–562.
Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. N.Y. Kluwer: Plenum press, 1999. P. 161–177.
Müller-Schwarze D., Sun L. The beaver: Natural history of a wetland engineer. Ithaca; L.: Comstok Publ. Assoc.: A division of Cornell Univ. press, 2003. 190 p.
Murphy M.L., Hall J.D. Varied effects of clear-cut logging on predators and their habitat in small streams of the Cascade Mountains, Oregon // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1981. Vol. 38, N 2. P. 137–145.
Naiman R.J., Johnston C.A., Kelley J.C. Alteration of North American strams by beaver // BioScience. 1988. Vol. 38. P. 753–762.

Naiman R.D., McDowell D.M., Farr B.S. The influence of beaver (Castor canadensis) on the production dynamics of aquatic insects // Intern. Verein. Theor. und angew. Limnol. Verhandl. 1984. Vol. 22. P. 1801–1810.

Naiman R.J., Melillo J.M., Hobble J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67, N 5. P. 1254–1269.

Naiman R.J., Pinay G., Johnston C.A., Pastor J. Beaver influenced on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forests drainage networks // Ibid. 1994. Vol. 75, N 4, P. 905–921.

Neff D.J. Ecological effects of beaver habitat abandonment in the Colorado Rockies // J. Wildlife Manag. 1957. Vol. 21. N 1. P. 80–84.

Nitsche K.A. Behavior of beaver (Castor fiber albicus Matschie, 1907) during the flood period // The European Beaver in new millennium. Proceedings of 2nd Europ. Beaver Symp., 27–30 Sept. 2000, Poland. Carpatian Heritage Society, Krakow. 2001. P. 85–90.

Nolet B.A., Hoekstra A., Ottenheim M.M. Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber* and its impact on a riparian willow forest // Biol. Conserv. 1994. Vol. 70. P. 117–128.

Northcott T.H.A. Feeding habits of beaver in Newfoundland // Oikos. 1971. Vol. 22. P. 407–410.

Novak M. Beaver // Wild furbearer management and conservation in North America / Ed. M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch; Ministry of Natural Resources. Ontario, 1987. P. 283–312.

Nummi P. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // Ann. Zool. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 43–52.

Outridge P.M. Seasonal and spatial variations in benthic macroinvertebrate communities of Magela Creek, Northern Territory // Austral. J. Mar. and Freshwater Res. 1988. Vol. 39, N 2. P. 211–223.

Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 91–93.

Pastor J., Naiman R.J. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests // Amer. Natur. 1992. Vol. 139, N 4. P. 690–705.

Pinkowski B. Foranging behavior of beavers (*Castor canadensis*) in North Dakota // J. Mammal. 1983. Vol. 64, N 2. P. 312–314.

Remillard M.M., Gruendling G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // Landscape heterogeneity and disturbance. N.Y. etc.: Springer, 1987. P. 104–121. (Ecol. Stud.; Vol. 64).

Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P. et al. The role of disturbances in stream ecology // J.N. Amer. Benthol. Soc. 1988. Vol. 7, N 4. P. 433–455.

Ritche M.E. The impact of selective foraging by beaver on forest community structure // 5th Intern. Theriol. Congr.: Abstracts. Rome, 1989. Vol. 1. P. 310.

Ross H.H. Stream communities and terrestrial biomes // Arch. Hydrobiol. 1963. Vol. 59, N1. P. 235–242.

Schlosser I.J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream // Ecol. Monogr. 1982. Vol. 52, N 4. P. 395–414.

Schlosser I.J. Dispersal, boundary processes and trophic level interactions in stream adjacent to beaver ponds // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 908–925.

Smith M.E., Charles T., Driscoll B.J. et al. Modification of stream ecosystem structure and function by beaver (*Castor canadensis*) in the Adirondack Mountains, New York // Canad. J. Zool. 1991. Vol. 69, N 1. P. 55–61.

Smok L.A., Metzler G.M., Gladden J.E. Role of debris dams in the structure and functioning of low-gradient headwater streams // Ecology. 1989. Vol. 70, N 3. P. 764–775.

Snodgrass J.W., Meffe G.K. Influence of beaver on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position // Ibid. 1998. Vol. 79. P. 928–942.

Sprules W.M. The effect of a beaver dam on the insect fauna of a trout stream // Trans. Amer. Fish. Soc. 1941. Vol. 70. P. 236–248.

Stanford J.A., Ward J.V. Insect species diversity as function of environmental variability and disturbance in streams // Stream ecology: Application and testing of general ecological theory // Ed. J.R. Barnes, G.W. Minshall. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 265–278.

Townsend C.R. *The patch dynamics* concept of stream community ecology // J. North Amer. Benthol. Soc. 1989. Vol. 8. P. 36–50.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // Canad. J. Fish, and Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 1. P. 130–137.

Wilde S.A., Youngberg C.T., Hovind H.H. Changes in composition of ground water, soil fertility, and forest produced by the construction and removal of beaver dams // J. Wildlife Manag. 1950. Vol. 14, N 2. P. 123–128.

Woo M.K., Waddington J.M. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. 1990. Vol. 43, N 3. P. 223–230.

Zahner V. Dam building by beaver (Castor fiber) and its impact on forest stands in South Germany // Тр. Первого Евро-Амер. конгр. по бобру. Казань, 2001. С. 119-126 (Тр. Волжско-Камск. гос. природ. заповедника; Вып. 4).

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 5

ВВЕДЕНИЕ 7

Глава 1

ОПИСАНИЕ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ 10

Глава 2

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗА ЖИЗНИ БОБРОВ В ДАРВИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ 19

Глава 3

ВЛИЯНИЕ КОРМОДОБЫВАЮЩЕЙ И СТРОИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ НА ПРИБРЕЖНЫЕ ЛЕСА ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА 43

Глава 4

ФЛОРА БОБРОВЫХ ПРУДОВ ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА 75

Глава 5

ИЗМЕНЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК ПОД ВЛИЯНИЕМ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ 118

Глава 6

ВИДОВОЙ СОСТАВ, ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПИЩЕВЫЕ СЕТИ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ВОДОТОКАХ, ИЗМЕНЕННЫХ БОБРОМ 136

Глава 7

ИЗМЕНЕНИЯ РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ МАЛЫХ РЕК ПОД ВЛИЯНИЕМ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ 153

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 169

ЛИТЕРАТУРА 173

Научное издание

Завьялов Николай Александрович,
Крылов Александр Витальевич,
Бобров Александр Андреевич,
Иванов Владимир Константинович,
Дгебуадзе Юрий Юлианович

ВЛИЯНИЕ РЕЧНОГО БОБРА НА ЭКОСИСТЕМЫ МАЛЫХ РЕК

Утверждено к печати
Ученым советом
Института проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *А.М. Гидалевич*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *Т.В. Жмелькова*
Корректор *Р.В. Молоканова*

Подписано к печати 21.06.2005. Формат 60 × 90 $^{1}/_{16}$
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл. печ. л. 12,0. Усл. кр.-отт. 12,5. Уч.-изд. л. 12,0
Тираж 440 экз. Тип. зак. 4156

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП "Типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52
E-mail: akadem.kniga@G23.relcom.ru
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 76; (код 812) 235-40-64

Магазины "Академкнига" с указанием "Книга-почтой"

690088 Владивосток, Океанский пр-т, 140 ("Книга-почтой"); (код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой"); (код 3433) 50-10-03 KNIGA@SKY.ru
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой"); (код 3952) 42-96-20 Aknir@irlan.ru
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90 AKADEMKNIGA@KRASMAIL.RU
220012 Минск, проспект Ф. Скорины, 72; (код 10375-17) 232-00-52, 232-46-52
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@voxnet.ru; akadkniga@nm.ru; http://akadkniga.nm.ru
117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12; 932-74-79
127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96
113105 Москва, Варшавское ш., 9, Книж. ярмарка на Тульской (5 эт.); 737-03-33, 737-03-77 (доб. 50-10)
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90; 334-72-98 akademkniga@naukaran.ru
630091 Новосибирск, Красный пр-т, 51; (код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru
630090 Новосибирск, Морской пр-т, 22 ("Книга-почтой"); (код 3832) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
142290 Пущино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой"); (код 277) 3-38-80
191104 Санкт-Петербург, Литейный пр-т, 57; (код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2; (код 812) 328-32-11
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр-т, 4; (код 812) 247-70-39
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16; (код 812) 323-34-62
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); (код 3472) 24-47-74 akademkniga@ufacom.ru
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва
Телефон 241-03-09
E-mail: akadem.kniga@g 23.relcom.ru
akadkniga@voxnet.ru
Склад, телефон 291-58-87
Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (095) 334-98-59
E-mail: initsiat @ naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru*